
COUNTWAY LIBRARY
HC 1E1H J


AD ASTRA PER ASPERA



Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundachtzigster Band

Mit 32 Tafeln und 121 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1907

Inhalt des sechsundachtzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 26. Februar 1907.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 22. März 1907.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 7. Mai 1907.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 28. Mai 1907.

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

Von

E. Martini.

(Aus dem zoologischen Institut in Rostock.)

II.

Mit Tafel I—III und zwei Figuren im Text.

Pseudalius minor.

Daß die lange Zeit, die bis zu dieser Fortsetzung meiner Arbeit verstrichen ist, nicht auf Materialschwierigkeiten beruht, wird der Leser nach dem in der Einleitung Gesagten wohl annehmen. Mit solchen habe ich auch tatsächlich nicht zu kämpfen gehabt. Eine *Phocaena communis*, die dem zoologischen Institut auf mein Ersuchen in der liebenswürdigsten Weise von der hiesigen Firma Wendt u. Co. zur Verfügung gestellt wurde, enthielt besonders in den häutigen Sinus des Kopfes große Mengen dieser Nematoden, außerdem in den Bronchien, hier neben *Pseudalius convolutus*; beide Formen trafen sich auch in der Nasenhöhle und der Trachea. In Knötchen der Lunge fand sich *Pseudalius tumidus* nicht selten. Von *Pseudalius inflexus* wurden nur zwei noch nicht geschlechtsreife Individuen gefunden. Die Embryonen von *Pseudalius minor*, die fast jedes ♀ in größerer Menge aller Stadien enthielt, ließen sich bei der Durchlässigkeit ihrer Eihüllen mit allen von mir verwerteten Fixierungsflüssigkeiten leicht und, soweit ich bemerkt habe, ohne schädliche Veränderung der Struktur fixieren. Angewandt wurden in erster Linie Sublimat, Sublimatessigsäure, ferner Sublimat-Osmiumsäure, Flemmingsche Mischung, Pikrinessigsäure, endlich Goldchlorid. Auch in den in toto mit Sublimat oder Sublimatessigsäure konservierten Weibchen zeigten sich die Embryonen bestens erhalten.

Die Methode, deren ich mich jetzt zur Herstellung von Totalpräparaten bediene, möchte ich hier kurz erwähnen. Sie ist der bei der Anfertigung mancher Blutpräparate zur Anwendung kommenden

nachgebildet, vgl. SCHAUDINN, 1903[1]. Der Uterus mit den zu untersuchenden Stadien bei sehr großen Tieren, bei kleinen Nematoden ein oder mehrere ganze Weibchen, werden in einer Spur physiologischer Kochsalzlösung auf einem Deckgläschen möglichst fein zerzupft, der Inhalt des Uterus bzw. der ♀♀ wird mit den Nadeln recht gleichmäßig über das Gläschen verteilt und dasselbe dann, wenn an den Rändern des Präparates sich Eintrocknung eben zu zeigen beginnt, mit der Objektseite auf die Fixierungsflüssigkeit fallen gelassen. Es gerinnen dann genug Eiweißbestandteile, um die Mehrzahl, besonders der einzeln liegenden Embryonen am Glase zu befestigen. Diese Befestigung beweist sich auch bei direktem Übergang in 50% Alkohol als dauerhaft. Wie die Fixierung auf dem Sublimat, so werden Färbung usw. auf den betreffenden Flüssigkeiten vorgenommen. Erst das in Xylol aufgehellte Objekt kommt auf den Objektträger mit ein paar Haaren gestützt auf Balsam. Eine Anzahl Objekte geht natürlich verloren, oft erst im Alkohol. Es sind dies vornehmlich größere Stücken Leibeswand oder Uterus mit den in ihnen noch enthaltenen oder ihnen anhaftenden Objekten. Das ist kein Unglück, da, abgesehen von den im Uterus eingeschlossenen Objekten, deren Bilder natürlich weniger scharf sind als die der freien, auch die umliegenden Objekte meist nicht der Beobachtung günstig sind. Denn um diese größeren Teile wird durch Adhäsion Flüssigkeit angesammelt, und die aus ihr reichlicher niedergeschlagenen und gefärbten Eiweißteile können recht störend sein, während bei den dünner verteilten Embryonen derartig gefärbte Niederschläge mir nie störend geworden sind. Man entfernt daher gut die größeren Gewebeteile zum Teil. Allerdings muß noch ein Verlust erwähnt werden, der störender ist. Wie leicht verständlich, reißen sich alle aus der Eihülle bereits freien Embryonen, die durch den schon kräftigeren Chitinpanzer vor raschem Tode mehr oder weniger geschützt sind von der losen Anheftung ab und sinken unter.

Derartig hergestellten Präparaten fehlt natürlich die Rollbarkeit der nach dem BOVERIschen Verfahren hergestellten. Es ist das für das Studium vom 12 zelligen Stadium aufwärts bis zur Differenzierung der dorsalen Ectodermzellreihen ein bedeutender Übelstand, bei allen Objekten, die keine deutliche Placula ausbilden, während bei letzteren die gut orientierten Präparate zahlreicher sind, sich auch sehr deutlich von den andern unterscheiden. Für die uns interessierenden

[1] Studien über krankheitserregende Protozoen. II. *Plasmodium vivax.* Arbeiten k. Gesundheitsamt. Bd. XIX.

Stadien spielt dieser Fehler kaum eine Rolle. Sind doch genügend Objekte in allen Stadien und in allen Orientierungen vorhanden, letztere auch meist leicht kenntlich.

Man kann nun natürlich auch die Fixierung in derselben Weise auf einem Objekträger vornehmen, indem man ihn mit der Ausstrichseite etwa 3 Minuten auf ein Schälchen mit Sublimat usw. hält, dann umdreht, vorsichtig untertaucht und auf den Boden des Schälchens legt. Hat die Fixierungsflüssigkeit lange genug eingewirkt, so kann der Objektträger wie ein mit Schnitten beklebter weiter behandelt werden. Es ist dabei natürlich zu berücksichtigen, daß man die Stütze des Deckglases sehr dünn nehmen muß, wenn man stärkste Immersionen verwerten will. Vielfach besorgen allerdings zahlreichere Trümmer des mütterlichen Organismus den Schutz der Embryonen vor dem Druck des Deckglases in einer allen Anforderungen entsprechenden Weise.

Die Hauptschwierigkeit, die *Pseudalius minor* im Gegensatz zu *Cucullanus* bietet, ist die weit geringere Differenzierung der Kerne und Zellen für die einzelnen Organe. Dieselbe ist besonders an Totalpräparaten recht erheblich. Erst dem mit dem Objekt bekannteren Auge gelingt es, die Unterschiede leichter zu erkennen, so daß sich ein Bild der Gesammtanordnung der einzelnen Kernarten gewinnen läßt. Wenn sich nun auch das, was ich sah, natürlich zeichnen und meine Anschauung über diese Vorgänge sich an solchen Bildern demonstrieren ließ, so fürchtete ich doch, daß denselben beweisende Kraft fehlen würde. Ich war daher sehr erfreut, daß die einschlägigen Verhältnisse auf gut orientierten Schnittserien recht deutlich hervortraten, so daß ich wohl hoffen darf, durch die Verwertung beider Arten von Darstellung Überzeugendes zu bieten.

Auf eine zweite Schwierigkeit stieß ich bei dem Versuch, in den Präparaten die Zellgrenzen deutlich zur Anschauung zu bringen. Schon durch die geringere Aufblähung der ectodermalen Zellen fehlt das charakteristische Relief, das die *Cucullanus*-Embryonen, besonders in jungen Stadien, auszeichnet und ihr Studium wesentlich erleichtert.

Es ist mir weder mit Alaunkarmin noch mit Hämalaun gelungen, die Zellgrenzen deutlich zu machen. Präparate mit Chlorgold mißglückten, Präparate nach Heidenhain gaben keine für unsern Zweck brauchbaren Resultate, ebensowenig Osmiumsäure in verschiedenen Mischungen. Immerhin ließ die Alaunkarminfärbung einiges über die Zellgrenzen erkennen. Auch ein mit Osmiumessigsäure fixiertes und mit Alaunkarmin nachbehandeltes Präparat erwies sich als brauchbar

Zur Schnittfärbung verwendete ich Alaunkarmin, Hämalaun und Chlorgold. So schöne Resultate, wie mir letztere Methode in bezug auf manche histiologische Einzelheiten bei Schnitten durch erwachsene Nematoden ergeben hat, so wenig bin ich mit ihren Leistungen bei Embryonen zufrieden, besonders die hier häufiger als sonst auftretenden Niederschläge stören ein klares Erkennen der Kerne. Die besten Schnitte waren die mit Hämalaun gefärbten. Nach ihnen sind alle Schnittbilder gezeichnet. Sie gaben eine sehr präzise Kernfärbung. Bei der sehr geringen Mitfärbung des Plasma waren die Zellgrenzen allerdings nur angedeutet, in denjenigen Teilen, wo die einzelnen histiologischen Elemente sich dichter drängten, oft überhaupt nicht kenntlich. Ich hoffe jedoch, daß der Leser den Verlust, der dadurch bedingt ist, nicht allzuhoch anschlagen wird, wenn auch hauptsächlich deswegen Stomatodäum und Enddarm aus der Besprechung ausfallen müssen. Doch nun genug der Vorbereitungen.

Vorgeschichte.

Was ich von den ersten Entwicklungsstadien unsres Objektes beobachtet habe, entspricht durchaus dem, was über andre Nematoden bekannt geworden ist. Eine Blastulahöhle habe ich allerdings weder auf Totalpräparaten noch auf Schnitten wahrgenommen. Die Gesamtform junger, etwa 32 zelliger Embryonen erscheint stark dorsoventral abgeflacht. Nachdem die ersten Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung von 16 Blastomeren verlaufen sind, ohne daß sich eine Abweichung von entsprechenden Stadien andrer Nematoden gezeigt hätte, tritt diese Abflachung auf. Dieselbe ist zwar hochgradiger als bei *Ascaris*, wohl infolge des Fehlens einer Furchungshöhle, erreicht aber nie den hohen Grad, wie bei *Cucullanus*. Vor allen Dingen tendiert sie nicht zur Bildung einer echten Placula. Zwar habe ich auf optischen Sagittalschnitten und an auf dem Rücken oder Bauch liegenden Objekten mit etwa 30 Zellen den Eindruck gewonnen, daß sie eine nur zweischichtige Zellplatte darstellen. Aber das liegt eben nur in dem Fehlen der Furchungshöhle, wie der Vergleich mit Boveris Figur gleichaltriger Stadien zeigt. Etwas ältere Embryonen (um 50 Zellen) scheinen aber bereits, vom Rücken betrachtet, aus drei übereinander liegenden Schichten zu bestehen. Ebenso scheinen die *MSt*-Zellen nicht später eingesenkt zu werden, als bei *Ascaris*, wenigstens wenn man aus der Gesamtzahl der im Inneren liegenden Zellen Schlüsse ziehen darf. Doch erscheinen auch diese Stadien infolge des Fehlens jeglicher Höhle

wesentlich flacher. Bald jedoch reichten auch drei Schichten nicht mehr aus, um alle vorkommenden Kerne unterzubringen, ja an einigen Stellen finden wir endlich fünf Kerne übereinander, wenn wir langsam den Embryo, vom Rücken nach dem Bauch absteigend, durchmustern, und das auf Stadien, auf denen sich noch reichlich Zellteilungen finden, auf denen also der *Cucullanus*-Embryo noch völlig zweischichtig ist.

Auf manchen derartigen Stadien erkennen wir auf der einen Seite Schichten größerer Zellen; besonders eine, die zu oberst gelegene, zeichnet sich durch den Umfang ihrer Elemente aus, während die gegenüberliegende aus zahlreichen kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Einen Querschnitt durch ein solches Stadium zeigt Fig. 42, das Ausgangsbild unsrer Betrachtung. Wir sehen hier genau wie bei *Cucullanus* die etwa in der Mitte des Durchschnitts gelegene, noch nicht rein zweizeilige Mitteldarmanlage mit den unter ihr gelegenen beiden Propagationszellen (*GA*) ventral und seitlich von einer Rinne von Zellen umfaßt, die sich im Querschnitt etwa hufeisenförmig ausnimmt. Dies hat ja bereits List 1893 bei *Pseudalius inflexus* erkannt und abgebildet, wenn er auch den Schnitt verkehrt herum orientiert. Um Mitteldarmanlage und Halbrinne legt sich dann noch ein äußerer vollständiger Zellmantel. Wenden wir hierauf die bei *Cucullanus* gewonnenen Begriffe an, so finden wir auf dem Rücken unter den fünf obersten Zellreihen in der mittleren die Dorsalreihe (*D*), in den rechts und links anschließenden die Lateralreihe (*L*), in den dann folgenden die Ventralreihen (*G*) wieder.

Das vorliegende Stadium würde etwa der Fig. 30 in meiner Arbeit von 1903 entsprechen und dem Totalpräparat Fig. 27[1]. Es geht dies vor allem aus der Stellung der Kerne der beiden Dorsalreihen hervor, die hier noch nebeneinander bestehen. Beider Nuclei liegen nämlich nicht nur auf diesem Schnitt, sondern auch auf den benachbarten in der Medianlinie dicht neben- oder bereits hintereinander. Es findet hierin das Überwandern der Kerne seinen Ausdruck, das für *Cucullanus* in Fig. 27 dargestellt ist und, wie wir sahen, zur Verschmelzung beider Reihen führt. Was aber beide Bilder völlig unterscheidet, ist die große Zahl der Kernteilungsfiguren, die uns zeigt, daß die bei *Cucullanus* so streng zeitlich getrennten Prozesse der Furchung und der Bewegung des durch sie gebildeten Materials an den Ort seiner späteren Bestimmung hier ineinander greifen. Die Zellver-

[1] Im folgenden werde ich die Figuren meiner Arbeit von 1906 ohne weiteres mit der laufenden Nummer zitieren.

lagerung beginnt der Furchung gegenüber bereits viel früher und wird noch viel länger von ihr begleitet.

Verfolgen wir nun das Schicksal der einzelnen Zellgruppen weiter.

Genitalanlage.

Die Geschlechtsanlage besteht hier, wie bei *Cucullanus*, nur aus zwei Zellen, die sich aber im Gegensatz zu dem dort Konstatierten deutlich von den übrigen Zellen des Embryo unterscheiden. Ihre Kerne sind schon jetzt die größten des ganzen Embryo, und ihr Chromatin ist spärlicher. Es ist in kleinen Brocken angeordnet, die sich fast alle an die Kernmembran anlagern. So treten diese Kerne auf jedem Schnitt, der durch ihre Gegend geht, als große helle Nuclei so deutlich hervor, daß sie kaum zu übersehen sind. Es ist das betreffend die Orientierung eine sehr erwünschte Tatsache. Beide Kerne liegen meist nicht genau symmetrisch, sondern es liegt der eine meist etwas weiter vorn, besonders auf jüngeren Stadien, als der andre, so daß sie auch auf Sagittalschnitten nebeneinander zu liegen scheinen, vgl. Fig. 40 von einem nur wenig älteren Stadium. Diese Lage behalten die beiden Zellen bei, vgl. die Querschnitte Fig. 44, 46, 47 *a*, 49 *b* von successive älteren Stadien, und den Sagittalschnitt Fig. 37.

Die Vierzelligkeit der Gruppe habe ich nicht beobachtet. Bis zum Beginn des Stadium 3[1] schien sie mir nur aus den beiden bekannten Elementen gebildet, die späteren Stadien habe ich auf Totalpräparaten nicht studiert, doch habe ich aus den Schnittserien den Eindruck gewonnen, daß sich der Aufbau der Genitalanlage während der Embryonalperiode nicht verändern dürfte.

Mitteldarm.

Wie bei *Cucullanus* charakterisiert sich die Anlage des Mitteldarmes bei *Pseudalius* immer durch große, etwas hellere Zellen. Dagegen finden wir von seiten der Kerne nichts, was ein rasches Erkennen ermöglicht. Dieselben sind klein in früher Jugend, kleiner als die meisten der nächsten Umgebung, die noch vor der letzten Furchung stehen (Fig. 42) und erst nach dieser auf etwa gleiches Volum zurückgehen (Fig. 45). Immerhin zeichnen sich die Entodermkerne meist dadurch aus, daß ihr Chromatin feiner und mehr durch den ganzen Kern verteilt ist, als in den meisten übrigen Nuclei. (Es tritt das nicht auf allen Figuren mit gleicher Deutlichkeit hervor.)

[1] Vgl. im I. Teil S. 743 Anm.

Das Zellmaterial, anfangs nicht überall deutlich zweireihig, gewinnt diese Anordnung etwa auf dem Stadium unsrer Fig. 44 und behält sie dann dauernd bei. Beide Seiten liegen symmetrisch zueinander, rechts und links, wenn auch ihre einzelnen Elemente nicht symmetrisch gestellt sind. Es entspricht also auch hier das Verhalten völlig dem bei *Cucullanus*. Auch in der alternierenden Stellung der Kerne und Zellen spricht sich diese Übereinstimmung aus, man kann hier demgemäß auf der einen Seite wieder den ersten, auf der andern den letzten Kern sehen, während die Zellen sich etwa symmetrisch gegen Vorder- und Enddarm absetzen, so daß von einer ersten oder letzten Zelle nicht wohl die Rede sein kann. Diese Anordnung erhellt, außer aus den Querschnitten, besonders deutlich aus den Frontalschnitten (Fig. 38 u. 39), von denen ersterer einem Stadium gleich dem Sagittalschnitt Fig. 40, letzterer einem wohl etwas älteren Stadium als das Totalpräparat der Fig. 35 entspricht. Letzterer zeigt auch deutlich die Zahl der Blastomeren, gleich 16. Diese Zahl ist hier, wie bei *Cucullanus*, typisch. Sie ist leicht auch auf viel jüngeren Stadien festzustellen, sei es durch Beobachtung am Totalpräparat, sei es im Verfolge der Querschnittserie. Endlich treffen wir ja auch dementsprechend im Sagittalschnitt jederseits die Reihe der acht Mitteldarmkerne, vgl. Fig. 37 u. 40.

Wie nun aus den Frontalschnitten deutlich erhellt, daß der Breite nach zwei Reihen solcher Kerne nebeneinander liegen, so aus den Sagittalschnitten, daß sich der Höhe nach nur eine Schicht derselben findet. Aus dem oben Gesagten ist schon erklärlich, daß die Mitteldarmanlage über sich auf jungen Stadien nur eine Schicht Zellen erkennen läßt, vgl. Querschnitte Fig. 42, 43, 44. Es tritt das besonders auf dem Sagittalschnitt Fig. 40 hervor, der an der Stelle, wo er am meisten medial getroffen ist, nur eine Reihe hier kernloser Zellen über dem Mitteldarm aufweist. Während aber, wie der Schnitt Fig. 38 zeigt, auf solchem Stadium seitwärts vom Entoderm sich zwischen dies und die äußere Körperbedeckung noch eine andre Zellschicht lagert, fehlt diese auf älteren Stadien an dieser Stelle (vgl. Fig. 39). Dort stellen sich dann in der Seitenregion die großen Zellen der Leibeswand als direkte Nachbarn des Mitteldarmes dar. Auch Fig. 41 zeigt das (während die ausgeführten Kerne das Oberflächenbild geben, veranschaulichen die punktierten Linien die Zellen des Mitteldarmes in ihrem Verhalten zueinander und zur Leibeswand). Wie diese Veränderung in der Umgebung zustande kommt, davon später. Es sei hier nur die Tatsache konstatiert, die völlig mit der bei *Cucullanus*

festgestellten übereinstimmt. Vgl. Fig. 38, 41, 39 mit Fig. 3, 27 *m*, 10 *c* usw.

Endlich muß noch eine Erscheinung erwähnt werden. Während im Anfang die Zellen der Mitteldarmanlage, wie Quer- und Längsschnitte zeigen, völlig den ihnen zu Gebote stehenden Raum ausfüllen, so daß sie überall sich den benachbarten Gewebselementen eng anschließen, tritt zwischen ihnen und der Umgebung später ein Spalt auf (Fig. 39 und Fig. 48 u. 49). Da bereits in Fig. 47 die Umlagerungsvorgänge in der Körperwand (s. weiter unten) beendet sind, ohne daß ich bereits eine Lösung des Darmes von ihr bemerkt hätte, so wird nicht sowohl die aus der Umlagerung ihrer Elemente entspringende Verdünnung der Leibeswand, als vielmehr ein später auftretendes rascheres Dünnerwerden der Darmanlage selbst die Ursache sein. So sahen wir ja auch die gleichen Verhältnisse bei *Cucullanus* an. Eine Wiederanlagerung der Darmzellen an die Leibeswand habe ich hier jedoch nicht wahrnehmen können. Ließen doch erst die ältesten Embryonen, von denen hier weder ein Schnitt- noch ein Totalpräparat wiedergegeben ist, gerade eben auf Gesamtbildern ein spaltförmiges Lumen erkennen. Im übrigen bleibt die Struktur der Zellen und ihrer Kerne dieselbe, die Zellleiber strecken sich nur mehr in die Länge und werden weniger hoch und breit. Letzteres zeigen besonders die Quer-, ersteres die Längsschnitte. Daß dabei, wie bei *Cucullanus*, die einzelnen Zellen zuletzt eine recht beträchtliche Längenausdehnung erreichen, braucht wohl nicht erst bemerkt zu werden.

Freie junge Larven habe ich hier nicht, wie bei *Cucullanus*, einer genaueren Prüfung unterzogen, doch sehe ich auch hier keinen Grund zu bezweifeln, daß die ursprüngliche Darmanlage, deren Entwicklung wir soeben verfolgt haben, in die definitive übergeht, zumal ich nicht wüßte, welche Elemente sie ersetzen sollten, da, wie demnächst gezeigt werden soll, die umgebenden Zellen schon weit vor dem letztgezeichneten Stadium ihre definitive Verwendung gefunden und einen gewissen Grad entsprechender histiologischer Differenzierung erreicht haben.

Stomatodäum und Proctodäum.

Über den Vorderdarm unsres Objektes weiß ich nur herzlich wenig zu sagen. Woher er sein Material nimmt, ist mir völlig unklar geblieben. Schon auf viel jüngeren Stadien, als das jüngste von mir dargestellte, findet sich im Vorderende eine große Menge

Zellen, und noch auf Stadien, wie sie Fig. 38 u. 40 zeigen, kann ich von den einzelnen Zellen nicht genau sagen, ob sie zum Stomatodäum gehören oder nicht, wenn sich auch der Umfang der Anlage ganz gut ungefähr abgrenzen läßt. Natürlich war es mir dann erst recht nicht möglich, ein System in diesen Zellmengen zu erkennen. Es mag dies vielleicht an der Ungunst der Objekte liegen, vornehmlich aber daran, daß ich in der Hoffnung auf ein günstigeres Objekt und durch eine andre unten zu berührende Erwägung geleitet, mich bei *Pseudalius minor* nicht näher mit dem Studium dieser schwierigen Verhältnisse zu befassen gedachte. So habe ich mich darauf beschränkt, festzustellen, daß auf Stadien, wo der Embryo dreimal gebogen ist, der Querschnitt bereits deutlich den triangulären Grundtypus erkennen läßt (vgl. Fig. 49 *a*). Derselbe läßt sich schon im zweischenkeligen Stadium nachweisen, wenn der Oesophagus genau quer getroffen ist (vgl. Fig. 47 *b*). Man versteht ja leicht, daß bei der Dichtigkeit der Kernanordnung, durch die sich die einzelnen Gruppen fast ineinander schieben, eine geringe Abweichung von der Richtung genügen muß, den Schnitt völlig unverständlich zu machen. Immerhin tritt die Gesamtform des Organs auf dem Sagittalschnitt Fig. 37 recht deutlich hervor.

Genau so kärglich ist es mit meiner Wissenschaft vom Proctodäum bestellt. Hier kann ich eigentlich nur sagen, daß sich hinter den letzten großen Mitteldarmzellen ein Haufen kleiner Elemente anschließt, der diese Gegend recht undurchsichtig macht. Besonders ist diese Masse auch hier ventral ausgeprägt, wo sie sich als eine Verdickung des auch bei *Pseudalius minor* vorhandenen kleinzelligen ventralen Mittelstreifens darstellt. In Fig. 37 sehen wir eine Doppelreihe von Kernen schräg von den letzten Mitteldarm-Blastomeren an die Ventralseite führen. Diese möchte ich jedoch in Rücksicht auf den komplizierten Bau des Enddarmes bei der *Cucullanus*-Larve nicht ohne weiteres für denselben erklären, da auch durch Zufall ganz gut Kerne, die den verschiedensten Zwecken zu dienen bestimmt sind, sich auf einem Schnitte als zwei Reihen darstellen könnten. Auch die übrigen Zellgruppen des Hinterendes habe ich beim vorliegenden Objekt nicht wieder aufgesucht.

Über den gesamten Darmtractus sei noch folgendes bemerkt. Der Vorderdarm nimmt bei unserm Objekt von der ganzen Länge des Kanals eine beträchtlich größere Strecke ein als bei *Cucullanus*. Es tritt dies bei Fig. 3 im Vergleich mit Fig. 40 noch wenig hervor.

Schon etwas deutlicher läßt es Fig. 10 in 37 erkennen, und je ältere Embryonen ich vorzeigen würde, um so mehr würde dies Verhältnis hervortreten. In erwachsenen Embryonen durchzieht der Vorderdarm etwa die Hälfte des ganzen Tieres, während er bei *Cucullanus* nur etwa in dem vorderen Drittel getroffen wird (vgl. Fig. 50 *a* u. *b*). Wie wir bereits gesehen haben, ist an diesem Verhältnis zwischen Mittel- und Vorderdarm nicht eine Verringerung der Zellenzahl des ersteren Schuld. Dieselbe beträgt hier, wie dort, 16. So scheint es mir auch nicht wahrscheinlich, daß dem Stomatodäum hier eine beträchtlich größere Zahl Zellen zukommt. Zwar wird man bei einem so kompliziert gebauten Organ immerhin damit rechnen müssen, daß die Zellenzahl eine verschiedene ist bei zwei doch ziemlich weit im System auseinander stehenden Arten, wenn auch dies Verhalten noch keineswegs erwiesen ist. Mir scheint jedoch die langgestreckte Form der ersten Schlundzellkerne, die wir bereits im Stadium II erkennen und die später noch deutlicher wird, gegenüber ihrer fast kugeligen Form bei *Cucullanus elegans* dafür zu sprechen, daß mehr einer Streckung aller Bausteine als einer Vermehrung derselben die größere Längenausdehnung des Organs zuzuschreiben ist.

Dies möge bei vorliegender Form über den Darmkanal genügen.

Ectoderm und Mesoderm.

Wir gehen jetzt an unsre Hauptaufgabe, an die Betrachtung der Schicksale, welche die den Darmkanal umgebende Zellmasse betreffen. Schon die Fig. 42 zeigt uns, daß sich einige dorsale Zellen von den übrigen Elementen der äußersten Schicht differenziert haben. In erster Linie sind sie größer als die ventralwärts sich anschließenden. Ihre Kerne sind zwar im allgemeinen gleich groß, höchstens etwas kleiner und heller als die andern; ihr Chromatin ist feiner verteilt als in andern Kernen, wenn auch nicht so fein wie im Mitteldarm, dessen Kerne sie ein weniges an Größe übertreffen, während sie an Tingierbarkeit etwas hinter ihnen zurückstehen. Wie man sich durch Verfolgen der Serie überzeugen kann, bilden diese Zellen auf dem Rücken des Embryo Längsreihen (anfangs sechs, später fünf; siehe weiter unten). Die Zellen dieser Reihen sind ferner dadurch ausgezeichnet, daß sie die sich gerade vollziehende Teilung nicht mitmachen. Da so das Volum ihrer Kerne nicht nur nicht vermindert wird, sondern eher zunimmt, sind sie nach dieser Zeit nächst den Geschlechtskernen die größten Nuclei des Embryo. Nucleolen

zeigen sie ebensowenig wie irgend ein andrer Kern des *Pseudalius*-Embryo dieser Stadien.

Unter Beibehalt ihrer übrigen histiologischen Charakteristika nehmen nun diese Zellen dauernd an Volum zu. Das betrifft fast ausschließlich die tangentiale Ausdehnung und die in der Länge. So werden, wenigstens im mittleren, entodermhaltigen Teile des Körpers die übrigen Zellen von den Blastomeren dieser Reihen ventralwärts immer mehr zusammengedrängt, wie dies die Querschnitte Fig. 42, 43, 44 zeigen. Endlich gelangen die ursprünglich seitlichsten Reihen der großen Zellen in der ventralen Medianlinie zur Berührung. Sie haben dann sämtliche andern Zellen, die ursprünglich an der äußeren Bedeckung des Embryo teilnahmen, in die medioventrale Region verdrängt und dort in die Tiefe geschoben, so daß jetzt fünf Längsreihen großer Zellen die Körperbedeckung des Wurmes bilden. Es soll dies zunächst nur vom mittleren Teile desselben gelten, erst weiter unten werden wir unsre Befunde auch auf Vorder- und Hinterende ausdehnen.

Betrachten wir nun die Anordnung dieser fünf Zellreihen näher, so mag zunächst darauf hingewiesen sein, daß sie sich aus den, wie erwähnt, sechs ursprünglichen genau in der gleichen Weise bilden, wie wir dies oben für *Cucullanus elegans* erwiesen haben, nämlich durch Vereinigung der beiden primären symmetrischen medialen Reihen zu einer einzigen unpaaren. Es geschieht dies genau wie dort, indem die Kerne beider Reihen zunächst nach der Mitte hin zusammenrücken, um dann abwechselnd aneinander vorüber an eine Stelle zu wandern, die der ursprünglichen etwa symmetrisch gelegen ist. Damit werden die Zellen gewissermaßen in die Quere gereckt. Dieselben bilden jetzt zusammen eine Reihe von der doppelten Kernzahl, wie sie die einzelnen vorher aufwiesen. Dies Überwandern zeigt der Schnitt Fig. 42. Auf ihm und den hier nicht dargestellten Nachbarschnitten sehen wir die in Frage kommenden Kerne in der Mitte beieinander, fast in einer Längsreihe. Schon auf der nächsten Figur (43) sind sie wieder auseinander gerückt, es entspricht also Fig. 42 dem Stadium Fig. 1 bei *Cucullanus*.

Die Zellrinne, die ventral und seitlich dem Mitteldarm unmittelbar auflag, bestand in Fig. 42 noch aus großen Elementen, die allerdings bereits in Teilung begriffen waren. Diese Teilung ist auch in den nächsten Stadien noch deutlich an der verschiedenen Größe der Kerne zu erkennen, und wenn wir auch z. B. in Fig. 43 keine einzige Kernteilungsfigur finden, so zeigt doch schon der Nachbarschnitt

deren genug. Diese letzte Furchung des hier besprochenen Materials können wir bis in Fig. 45 verfolgen, nachher finde ich im Embryo keine karyokinetischen Bilder mehr.

Während dieser Vermehrung sind nun die seitlichen aufgekrümmten Ränder der Rinne immer mehr nach oben gerückt und beginnen auf die Dorsalseite des Mitteldarmes zu steigen. Bei dem oben beschriebenen Seitwärtsrücken der Kerne in der Dorsalreihe müssen dieselben natürlich über die obersten kleinkernigen Zellen hinüberrücken. Schon in Fig. 43 sehen wir sie halb auf dieselben geschoben, und in Fig. 44 liegen sie ihnen völlig auf. Es entsteht so eine kurze Zeit ein Zustand, auf dem dorsal gerade über dem Entoderm kein einziger Zellkern getroffen wird (vgl. Fig. 40), während seitlich und dorsolateral über der inneren kleinkernigen Schicht noch eine äußere großkernige lagert. Bezüglich der Mittelrückengegend wird der Zustand insofern bald verändert, als sich die dorsalen Ränder der kleinzelligen Rinne immer mehr einander nähern, während die großen Kerne ihre Bewegung ebenfalls fortsetzen. So liegen die Kerne der Dorsalreihe in Fig. 45 schon seitlich von den höchsten kleinen Elementen. Es tritt nun jedoch noch ein Prozeß hinzu, den wir auch bei *Cucullanus* kennen lernten, der Zerfall der Rinne. Zwei Reihen, die höchstgelegenen der kleinen Kerne, lösen ihren Zusammenhang mit den ventralen und ventrolateralen Verwandten und setzen gesondert den Weg aufwärts und einander entgegen fort. So tritt denn in der Lateralregion, gerade da, wo die großen Kerne immer mehr hindrängen, zunächst eine kernlose Lücke auf. Das sehen wir bereits in Fig. 46, hier liegen auch schon die Kerne der Dorsalreihen auf den unteren Kernen der dorsalen Bänder, und in Fig. 47 endlich sind sie völlig an ihnen vorbei in die Seitenregion gelangt, wo jetzt kaum noch ein Zusammenhang der dorsalen Bänder mit dem ventralen Boden der Rinne zu konstatieren ist. Zugleich bemerken wir, daß nicht nur die beiden Dorsalbänder einander näher gekommen, sondern auch in jedem derselben die Kerne der einzelnen Reihen enger aneinander gerückt sind und eine Tendenz zeigen, sich der Körperoberfläche zu nähern. Die Auflösung auch des Bodens der Rinne ist hier nicht so deutlich zu sehen, wie bei *Cucullanus*, die Gründe dafür werden wir weiter unten sehen. Das hier Besprochene erklärt nun auch den Unterschied zwischen den Sagittalschnitten Fig. 40 u. 37. Es zeigt auch, wo das Zellmaterial geblieben ist, das auf dem Frontalschnitt Fig. 38 deutlich zwischen Mitteldarm und der äußeren Zellschicht eingeschoben ist, in Fig. 39 in derselben Region vermißt

wird, so daß hier die großkernigen Elemente direkte Nachbarn der Mitteldarmanlage geworden sind. Somit ist auch das Erscheinen der kleinzelligen Elemente in Fig. 35 in der Dorsalgegend erklärt, und wir können jetzt nacheinander in beiden Gruppen die nähere Anordnung der Elemente prüfen.

Wie schon erwähnt, ist die allgemeine Anordnung genau dieselbe wie bei *Cucullanus elegans*. Ein Blick auf Fig. 35 *a* (vgl. von *Cucullanus* die rot eingetragenen Kerne der Fig. 8) zeigt dies. Wir sehen hier deutlich die Kerne der drei Reihen in alternierender Stellung, auch hier sind die Kerne der Ventral- und Lateralreihen beider Seiten symmetrisch, wie der Vergleich mit Fig. 35 *b* zeigt, dagegen müssen natürlich die Kerne der Dorsalreihe unsymmetrisch liegen, wie aus ihrer Entstehungsgeschichte folgt. Da diese Nuclei in Fig. 35 *a* ziemlich genau auf den Lücken in der Lateralreihe stehen, werden wir sie in Fig. 35 *b* in der Nähe von deren Kernen zu treffen erwarten. Darin irren wir uns ja auch nicht, wie Figura zeigt. Es würden also auch hier die großen Zellen, flächenhaft ausgebreitet, demselben Schema entsprechen wie die von *Cucullanus*, vgl. Teil I, Textfig. *c*, S. 738. Leider sind die Zellgrenzen gerade zwischen den Dorsalzellen in meinen Präparaten recht undeutlich, und so treten, nur an den Kernen konstatiert, die doch nicht immer gerade in der Mitte der lateralen Zellgrenze zu liegen brauchen, diese Erscheinungen weit weniger deutlich hervor. Immerhin glaube ich wahrgenommen zu haben, daß die Zellgrenzen insofern anders verlaufen, denn bei *Cucullanus elegans*, als die Mittelreihe gewissermaßen von den einander entgegendrängenden Dorsal- und Ventralzellen aufgelöst wird, so daß die letzteren in eine breite Berührung miteinander gelangen, während bei *Cucullanus* ihnen dies nie gelingt, vielmehr dauernd die vordere Lateralzelle ihren Connex mit der hinteren aufrecht erhält. Da wir jedoch nicht nur diese allgemeinen Stellungsgesetze bei *Cucullanus* vorgefunden hatten, sondern für jede einzelne Zelle sich ein bestimmter typischer Platz feststellen ließ, so habe ich mich nach diesen Verhältnissen natürlich auch bei *Pseudalius minor* umgesehen. Leider aber war die dunkle Lateralzelle l_0 nicht aufzufinden, und da das Schwanzende und das Kopfende der Beobachtung durch ihren größeren Kernreichtum und die damit verbundene geringere Durchsichtigkeit größere Schwierigkeiten boten, suchte ich nach unserm kleinen Kern *b*. Während nun sonst auch hier in der Seitenregion nur große Zellen liegen, fiel mir alsbald ein kleiner Kern auf, der dicht hinter dem

dunklen Vorderende zwischen zwei Lateralzellen liegt. Von ihm aus begann ich nun nach vor- und nach rückwärts zu zählen. Vor ihm konnte ich zunächst an dem auf der Seite liegenden Objekt nur einen Lateralkern sehen, dann beginnt das dunkle Vorderende, weitere Beobachtungen des Details der Seitengegend verhindernd. Dagegen läßt ein vom Rücken betrachteter Embryo ganz leicht an der Seite des Kopfes noch weitere vier große Kerne bemerken, die in ihrem Bau genau mit den übrigen großen Kernen übereinstimmen (Fig. 36). Es liegen also im ganzen fünf Lateralkerne vor dem kleinen Nucleus *b*. Gehen wir zurück, so finden wir hinter ihm bis zum Beginn des Schwanzendes weitere fünf Kerne in der Seitenreihe. Bezeichnen wir den letzten derselben mit l_1, so liegt der kleine Kern *b* zwischen l_5 und l_6, und der vorderste Kern der Reihe ist l_{10}. Nennen wir nun den hinter l_1 gelegenen ventralen Kern g_1, so finden wir über g_6 den Kern *b*, vor g_6 noch einen Nucleus g_7. Weitere Ventralkerne konnte ich in der sagittalen so wenig als in der dorsalen Ansicht in der Seitenregion erkennen. Dagegen findet sich eine Strecke vor g_7, medioventral jederseits gegen die Mundöffnung verlaufend, noch eine Reihe von drei großen Kernen, g_8—g_{10}. Ganz ähnlich liegt es in der Dorsalreihe: Bezeichnen wir den vor λ_1 gelegenen Kern als d_2 usw., so liegt d_{10} über dem kleinen Kern β und d_{12} vor λ_6 und über γ_7. Es ist das der letzte *d*-Kern links, der in dieser Gegend sich wahrnehmen ließ, sowohl an Embryonen, die auf der Seite lagen, als auch an solchen, die ich vom Rücken her betrachten konnte. Dagegen zeigten erstere mediodorsal noch eine Reihe von sieben ihrer Größe und Struktur nach dieser Kernart zugehöriger Nuclei. Rechts liegen natürlich die Verhältnisse in der Lateral- und Ventralreihe genau ebenso: bezeichne ich die alternierend vor den linken Dorsalkernen gelegenen Nuclei dieser Reihe rechts von vorn nach hinten mit d_{13}, d_{11}, d_9 usw., so finde ich über l_1 d_1.

In dieser Gegend stimmt also alles mit dem Verhalten bei *Cucullanus* genau überein. Im Hinterende ist mir leider eine genaue Analyse der einschlägigen Verhältnisse nicht geglückt. Hier finde ich zwar noch in Verlängerung der Gastralreihe einen paarigen Kern g_0, so daß in dieser Reihe die Verhältnisse genau denen bei *Cucullanus* entsprechen würden. Auch die Schwanzzellen glaube ich in Zahl von vier wiedererkannt zu haben. Im übrigen glaubte ich in einigen Präparaten vier, in andern sechs weitere Kerne als ectodermal ansprechen zu dürfen, doch waren dieselben auch im letzteren Falle nicht gut auf die Nuclei d_0, d_{-1}, l_0, l_{-1}, λ_0, λ_{-1} von *Cucullanus* zu

beziehen. Da in der Enddarmgegend noch eine Reihe Kerne zwischen der Größe der Ectoderm- und Muskelkerne steht, ist dort die Analyse schwierig und unsicher, und ich ziehe es vor mich eines bestimmten Urteils über die Kerne dieser Gegend zu enthalten.

Werfen wir noch einen Blick auf die Querschnitte. Da Kernteilungen nicht mehr statthaben, rücken die Nuclei der älteren Embryonen der Länge nach immer mehr auseinander, d. h. die Schnitte werden kernärmer. So zeigen z. B. Fig. 44—46 noch je eine ganze Gruppe, jederseits einen *l*- und *g*-Kern mit den zugehörigen *d*-Kernen, während dies in Fig. 47—49 nicht mehr der Fall ist. Naturgemäß macht daher auch auf Schnitten durch jüngere Stadien eine geringe Abweichung in der Richtung mehr aus. So z. B. Fig. 45, wo der Schnitt rechts etwas mehr vorn als links getroffen. Die *g*-Kerne entsprechen einander, während jedoch der linke Lateralkern ganz oben im Schnitt liegt, liegt der rechte ganz hinten. Dementsprechend finden wir auch zwei *d*-Kerne auf gleicher Höhe. Auch Schnitt 48 ist etwas schief getroffen; unten links wird schon der Lateralkern sichtbar, zugleich sind zwei Dorsalkerne etwa auf gleicher Höhe getroffen. Übrigens ist wohl das häufige Vorkommen des letzteren Verhältnisses nicht allein durch die schiefe Richtung der Schnittführung bedingt, vielmehr scheint mir auch sonst eine Tendenz dahin zu gehen, daß der Dorsalkern, der eigentlich gerade über dem Lateralkern liegen sollte, möglichst weit in das Interstitium rückt, so daß er dem nächst höheren geradzahligen mehr gegenübertritt, sehen wir doch die Erscheinung auch bei dem genau quer getroffenen Schnitt Fig. 49, der zwei *d*- und zwei *g*-Kerne enthält, während der Nachbarschnitt nur zwei *l*-Kerne aufweist. Es ist dies auch leicht zu verstehen, da bei der immer zunehmenden Schmalheit der Seitenfelder naturgemäß es schwierig wäre, wenn zwei Kerne von der Größe dieser Nuclei in benachbarten Reihen aneinander liegen sollten.

Daß wir in den drei Reihen großer Kerne, die wir in der Lateralregion bis auf das Stadium des Schnittes Fig. 49 verfolgen konnten, die Seitenfelder vor uns haben, wird wohl niemand bezweifeln, wenn auch der Beweis nicht mit derselben Ausführlichkeit erbracht ist, wie bei *Cucullanus*. An Totalpräparaten haben wir ja diesen Vorgang leider nicht weit verfolgen können. Es werden nachher die Schwierigkeiten zu groß. Das liegt einmal in der Krümmung der älteren Würmer, die nicht in einer Ebene geschieht, dann auch darin, daß sie dem Beschauer meist nicht ein Seitenfeld oder eine Rückenlinie zuwenden, sondern meist eine subventrale oder subdorsale

Gegend. Dieses Hindernis ließe sich wohl überwinden, zumal die Ventralgegend durch die Genitalzellen leicht kenntlich ist. Aber die große histiologische Ähnlichkeit zwischen den Kernen der verschiedenen Gewebe erschwert ihre Unterscheidung sehr auf einem Stadium, wo alle Kerne der Leibeswand radiär abgeplattet sind, so daß wir in der Mitte des Objektes stets große, an den Rändern langgestreckte Kerne zu sehen glauben, deren Volumverhältnis natürlich kaum festzustellen ist. Da mir, wie gesagt, auch keine deutlichen Zellgrenzen dies Dunkel klären halfen, so muß ich mich auf die kurze Mitteilung beschränken, daß ich niemals eine Zellvermehrung auf diesen Stadien nachweisen konnte. Es ist daher kaum zu bezweifeln, daß die drei Zellreihen unverändert in die Seitenlinien der jungen Larven übergehen. Auf Schnitten konnten wir diesen Prozeß noch bis zu Stadien verfolgen, in denen der Embryo so lang ist, daß er sich vierfach zusammenlegen muß. Die Streckung schreitet jedoch noch beträchtlich weiter fort.

Es sei hier noch rasch einer Zelle Erwähnung getan, deren inniger Zusammenhang mit den Seitenfeldern bei *Cucullanus* ihre eigne und letzterer Bedeutung zu erklären wohl geeignet ist, die Excretionszelle. Ich habe dieselbe auch bei *Pseudalius minor* wiedergefunden, d. h. ich habe auch hier in der Gegend kurz vor dem Ende des Kopfteiles eine große unpaare, medioventrale Zelle mit großem Kern gefunden. In Fig. 47 *b* ist sie deutlich abgebildet. Aber einen Zusammenhang mit den Seitenfeldern konnte ich nicht erkennen. Es wäre natürlich denkbar, daß die Äste, die sie an die Seitenfelder abgibt, nicht quer, sondern sehr schräg verlaufen und daher der Beobachtung entgingen in einer Körpergegend, die so wie so der Beobachtung Schwierigkeit macht. Die Zelle selbst zeigt ein ziemlich homogenes', wenig granuliertes Protoplasma, das überall scharf begrenzt ist. Ihr heller Kern gehört zu den größten des gesamten Tieres. Dabei zeigt er die feinste Verteilung des Chromatins und übertrifft in dieser Hinsicht noch die Kerne des Mitteldarmes. Das Chromatin ist ziemlich diffus durch den Kernraum ausgebreitet und zeigt nicht jene Anreicherung in der Gegend der Membran, wie wir sie bei sonst fast allen Kernen, besonders denen der Keimzellen, fanden. Die Kernmembran selbst ist nur schwach wahrnehmbar.

Wenden wir uns nun dem kleinkernigen Material zu, dessen Auflösung in mehrere Bänder wir oben beschrieben haben. Die beiden dorsalen Streifen rücken immer näher zusammen, und ihre Kerne

drängen mehr gegen die Oberfläche. Wann die Zellen diese erreicht haben, konnte ich bei der schlechten Färbung nicht ermitteln. Da ich sie aber, wie bei *Cucullanus*, für die Muskelbänder halte, so muß ich annehmen, daß sie auf dem Stadium der Fig. 36 schon funktionsfähig sind; denn auf diesem Stadium zeigt der Embryo bereits Lageveränderungen, die wohl auf Muskelaktion zu beziehen sein dürften. Während der junge Embryo so wächst, daß das Schwanzende sich ventralwärts umschlägt, wie aus der Lage der Geschlechtszellen nahe der Konkavität ersichtlich ist, findet sich auf diesen Stadien, wie oben bereits erwähnt, selten die Bauch- und Rückenseite manchmal eine der Seitenlinien, meist eine andre Partie des Körpers an der Konkavität. Daß die ursprüngliche Krümmung über die Ventralfläche eine Wachstumsfolge ist, möchte ich aus ihrer absoluten Konstanz bei jüngeren Embryonen schließen. Daß aber dann das Wachstum ohne Hinzukommen spontaner Bewegungen aus dieser konstanten Ausgangsstellung, wie sie sich noch bei allen Objekten findet, die der Fig. 37 entsprechen, auf einem wenig älteren Stadium, vgl. Fig. 36, alle möglichen verschiedenen Stellungen hervorgehen lassen sollte, erscheint mir nicht glaubhaft. Die dorsolateralen und ventrolateralen kleinkernigen Streifen als die Muskelbänder anzusehen, bestimmt mich nur ihre Lage. Diese scheint mir jedoch auch alle Zweifel auszuschließen.

Es sei aber hier noch etwas näher auf die Organisation dieser Streifen eingegangen. Jeder derselben setzt sich wieder aus zwei Längsreihen von Zellen zusammen. Das läßt sich schon an Präparaten früherer Stadien bemerken, tritt aber von Querschnitt Fig. 46 an besonders deutlich hervor und zwar findet sich diese Stellung der Muskelzellen nicht nur auf den hier zufällig gegebenen Schnitten, sondern auch auf den Nachbarn. Ob je zwei hintereinander oder nebeneinander gelegene kleine Kerne Geschwister sind, habe ich nicht festgestellt, obgleich es an den einschlägigen Stadien gewiß nicht schwer gelänge. Wir sehen übrigens in den Fig. 47, 48, daß sich die beiden Kernreihen desselben Bandes später enger zusammenschieben und daß zwei Kerne dicht nebeneinander liegen innerhalb desselben Streifens. Zwischen beiden Streifen bleibt deutlich mediodorsal ein Spatium frei. Alles dies und das Folgende gilt nur für die Dorsalbänder. Das Studium der Ventralbänder habe ich unterlassen, abgeschreckt durch die in dem reichlichen sonstigen kleinkernigen Material gelegene Schwierigkeit, obwohl sich gerade

hier, wie weiter unten erhellen wird, noch interessantere Befunde erwarten ließen.

Es hat sich somit schon aus den Querschnitten eine Anordnung der Muskelzellen in zwei Reihen nebeneinander ergeben und dies wird auch durch die übrigen Präparate bestätigt. So tritt es bei genauerer Betrachtung der Flächenansicht Fig. 41 deutlich hervor, nicht minder aber auf dem Sagittalschnitt Fig. 37. Es bestätigt sich somit hier die meromyare Anordnung der Muskulatur, die wir für *Cucullanus*-Embryonen nur wahrscheinlich machen konnten. (Dieselbe habe ich jedoch auch an jüngeren *Cucullanus*-Embryonen wahrgenommen. Aufmerksam gemacht durch die Verhältnisse bei *Pseudalius*, konnte ich z. B. beim Objekt der Fig. 11 sehen, wie bei oberflächlicher Einstellung erst eine und bei wenig tieferer in demselben Bande eine zweite alternierende Kernreihe sichtbar wurde.)

Bei dem Objekt der Fig. 37 liegen je zwei Kerne einander genähert, und von diesen liegt stets der vordere lateral, der hintere medial. Es ist das hier in der Figur nicht weiter zum Ausdruck gebracht, wohl aber in den Oberflächenbildern Fig. 35 *a* u. *b*, wo die gleichzeitig im Gesichtsfelde erscheinenden Kerne in gleicher Art eingetragen sind, die lateralen mit dem histologischen Detail, die medialen nur mit dem Kontur. Es tritt hier sofort insofern noch eine Übereinstimmung hervor, daß nämlich bis zu dem dunklen Vorderende sich jederseits in allen Präparaten fünf Paare finden und hinter ihnen je ein einzelner Kern. Derselbe, in Fig. 35 wie die mediale Reihe gegeben, gehört dieser, streng genommen, nicht an, er steht zwar derselben näher als der lateralen, immerhin aber etwas weiter von der Medianebene entfernt, als die letztere. Nach diesen Beobachtungen zu urteilen, scheint also die Muskulatur, wenigstens im hinteren Abschnitte des Körpers, ebenso gesetzmäßige Verhältnisse aufzuweisen, wie die Kerne der Seitenfelder. Leider ist es mir jedoch nicht gelungen, diese interessanten Verhältnisse auch im Vorderende zu verfolgen. Es sei übrigens noch mitgeteilt, daß die Kerne des rechten Dorsalbandes zu denen des linken nicht symmetrisch gestellt sind.

Die ventralen Leisten zeigen ebenfalls meromyare Anordnung, wie leicht aus Fig. 35 ersichtlich, wo sie ebenso wie die dorsalen eingetragen sind. Auch hier finden sich die Zellen paarweise beieinander, und zwar liegt dann ebenfalls meist der vordere Kern des Paares außen. Weiter bin ich in die Struktur dieser Muskelfelder nicht eingedrungen.

Über den kleinen Kern zwischen den Zellen l_5 und l_6 kann ich, wie bei *Cucullanus*, nicht mehr berichten, als daß er vorhanden ist. Was sein definitives Schicksal wird, ist mir nicht bekannt.

Nicht erörtert wurde die größere Menge der Kerne des Vorderendes, sowie die des medioventralen kleinzelligen Bandes. Es dürften diese Elemente großenteils nervösen Charakters sein oder Sinnesorgane bzw. deren Stütz- usw. Zellen repräsentieren.

Zum Schlusse die Übereinstimmungen und Abweichungen zwischen *Pseudalius* und *Cucullanus* zusammenzufassen, will ich unterlassen, um mich nicht zu wiederholen. Doch möchte ich noch mitteilen, daß die Entwicklung von *Pseudalius convolutus, tumidus* und *inflexus* im wesentlichen mit der von *Pseudalius minor* übereinzustimmen scheint. Die charakteristischen Stadien, wie es Fig. 35 zeigt, sind bei den Arten nicht zu unterscheiden, da auch die Kernverhältnisse kaum einen Unterschied bieten.

Nematoxys ornatus.

Die folgenden Formen mögen im allgemeinen etwas kursorischer behandelt werden, soweit nicht einzelne Verhältnisse längeres Verweilen verlangen. Ich darf daher der Kürze halber im weiteren Verlaufe die Bezeichnungen Seitenlinien und Muskelzellen auf Stadien gebrauchen, wo diese ihre Wertigkeit nur aus dem Vergleich mit den andern Formen erhellt.

Das Material von *Nematoxys ornatus* ist leicht erhältlich aus jedem Frosch. Nur in der Gefangenschaft durchwinterte Frösche hatten keine Darmparasiten. Ob ich die Form, deren Namen der Abschnitt trägt, wirklich vor mir hatte, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die wenigen ♂♂, die ich in der Zeit, in welcher ich das Material konservierte, im Darm der Frösche fand, gehörten zu derselben, über die Artunterschiede der ♀♀ habe ich aus der Literatur kein Bild gewinnen können.

Von Methoden sind keine neuen zur Anwendung gekommen. Es erübrigt also, nur noch einiges über die allgemeinen Verhältnisse des Wurmes und über die ersten Entwicklungsstadien zu sagen.

Von den beiden vorhergehenden ist unser jetziges Objekt durch seine Größe und seinen Dotterreichtum ausgezeichnet. Es bietet das der Beobachtung Vorteile und Nachteile; letztere besonders insofern, als der stets mehr oder minder mitgefärbte Dotter die Durchsichtigkeit des ohnehin dickeren Objektes beeinträchtigt. Anderseits wird

dies kompensiert dadurch, daß die im Verhältnis zu den großen dotterreichen Zellen kleinen Kerne weiter auseinanderrücken. Indem so die stärkste gefärbte Substanz auf einen größeren Raum verteilt wird, wird wieder an Durchsichtigkeit des ganzen Objektes gewonnen. Zugleich gewähren die größeren Abstände der Kerne eine bessere Übersicht. Ein beträchtlicher Vorteil ist natürlich an sich die Größe der einzelnen Elemente. Das wird noch gehoben dadurch, daß sich wenigstens in den meisten Total- und in allen Schnittpräparaten die Zellgrenzen deutlich ausprägen. Über die Form und die aus ihr resultierenden Schwierigkeiten siehe weiter unten.

Vorentwicklung.

Wenn ich auch hier einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien vorausschicke, so möchte ich betonen, daß die nun folgenden Urteile sich nur auf gelegentliche Wahrnehmungen beim Aufsuchen andrer Stadien stützen, daß ich dagegen eine genaue Untersuchung der ersten Stufen bei diesem schönen Objekt unterlassen habe. Am zwei, drei und vierzelligen Stadium ist mir nichts aufgefallen, doch will mir scheinen, daß man schon jetzt den Kern der Propagationszelle erkennen kann an den deutlichen groben Chromatinkörnern und dem Fehlen eines Nucleolus. Des weiteren scheinen mir insofern Unregelmäßigkeiten aufzutreten, als nach dem vierzelligen Stadium nicht notwendig die Blastomeren *A* und *B* zunächst zur Teilung schreiten. Das Achtzellenstadium schien mir dem andrer Nematoden zu entsprechen. Im weiteren Verlauf tritt eine, wenn auch nicht hochgradige, dorsoventrale Abflachung hervor. Eine Blastulahöhle konnte ich auf Schnitten durch einige junge Stadien deutlich erkennen, doch scheint sie sehr bald wieder zu verschwinden. Trotz der verhältnismäßig geringen dorsoventralen Abplattung bildet der Embryo zunächst eine zweischichtige Platte und zwar weit länger, als *Pseudalius*. Immerhin wird das Aussehen der Platte dadurch sehr verschleiert, daß die Entomeren schon früh beträchtliches Volum zeigen und besonders durch starke dorsoventrale Ausdehnung eine flache Gestalt des Embryo nicht zu stande kommen lassen. Es dauert nun sehr lange, bis diese Zellen auch ventral von andern Elementen bedeckt sind, so daß hier medioventral die Zweischichtigkeit noch bis zur vorletzten Furchung deutlich bleibt, wenn sie auch in der nächsten Umgebung durch das Einsinken von *Mst*-Blastomeren bereits verloren gegangen ist. Die Urgeschlechtszellen liegen noch bis in die Zeit der letzten Furchung

frei zutage, während sie vorher, gewissermaßen einen ventralen Auswuchs bildend, den Entomeren von unten angelagert waren. Dagegen tritt eine andre Differenzierung schon sehr viel zeitiger auf, sehr früh, wohl schon etwa von 32 Zellen an, ist das Hinterende durch weit größere Zellen vom Vorderende deutlich unterschieden, und dieser Zustand bleibt bis zur Bildung der Krümmung erhalten. Es erscheint daher stets das Hinterende weit heller als das Vorderende.

Somit bestehen im äußeren Verhalten recht beträchtliche Ähnlichkeiten mit der *Cucullanus*-Entwicklung, deren Vorzüge fürs Studium unser Objekt mit deutlicher Ausprägung der Genitalzellen und relativer Größe aller Elemente verbindet, so daß die vorliegende Form zur Beantwortung der in der Nematodenentwicklung noch schwebenden Fragen wohl eine der geeignetsten sein dürfte.

Ein Stadium, in dem die letzte Furchung bereits im Gange ist, zeigt Fig. 52 von der Rückseite. Wir sehen hier deutlich die weit größeren Zellen, welche das Hinterende dorsal decken, vorn dagegen überwiegend kleinzelliges Material. Im übrigen diene folgendes zur näheren Bezeichnung des Objektes. Das Präparat enthält 16 Mitteldarmzellen. Die Urgeschlechtszelle liegt unter dem Darm, von kleinzelligem Material bedeckt, neben dem Mitteldarm liegen große Zellen, die wir, entsprechend den Verhältnissen bei andern Nematoden, als Abkömmlinge der Zelle *Mst* auffassen. Eine Analyse der Zellen im Vorderende kann ich nicht geben.

Ein nächst älteres Stadium finden wir in Fig. 53 vom Rücken betrachtet, in Fig. 59 im Sagittal-, in Fig. 60 im Querschnitt dargestellt. Wir sehen aus dem Querschnitt, daß die großen dotterreichen Zellen der Mitteldarmanlage, denen die Geschlechtszellen angelagert sind, auch hier zunächst von einer Zellrinne umgeben werden. Um das alles legt sich dann die äußere Zellschicht, die, gemäß dem oben Erörterten, hier ventral, nicht als eine Schicht, sondern als Haufen von Zellen erscheint: also im ganzen derselbe Querschnitt, wie bei den beiden vorigen Objekten.

Genitalanlage.

Von diesem Stadium ab habe ich an der Geschlechtsanlage keine Veränderungen bemerkt. Die Struktur der Kerne der beiden Propagationszellen ist genau dieselbe, wie bei *Pseudalius*. Sie sind auf jungen Stadien, wie das hier vorliegende, wohl die größten Kerne des Tieres, da sie jedoch nicht wesentlich wachsen, werden sie bald von den Kernen des Mitteldarmes und der Excretionszelle eingeholt, vgl. Fig. 57 *b*.

Die Zellen zeichnen sich durch eine etwas dunklere Farbe ihres Protoplasma vor den übrigen der Umgebung aus. Sie lassen keine scharfe Zellgrenze erkennen. Beide Propagationszellen liegen bei diesem Objekt von dem uns in Fig. 56 vorliegenden Stadium an genau symmetrisch, während sie bis dahin schräg oder gerade hintereinander lagen, und behalten diese Stellung in allen von mir beobachteten Stadien bei. Dabei ist ihr Abstand voneinander ein recht beträchtlicher. Zwischen ihnen beiden findet sich eine große helle Zelle mit scharfer Membran und großem Kern, der den der Propagationszellen an Umfang etwa gleichkommen dürfte. Er enthält einen großen Nucleolus. Diese große unpaare mediane Zelle, die ich bei andern Nematoden noch nicht entdeckt habe, findet sich hier, so weit meine Erfahrung reicht, stets wieder als treue Begleiterin der Propagationszellen. Ich möchte daher glauben, daß sie ihre Bedeutung beim Genitalapparat findet. Länger möchte ich nicht bei der Geschlechtsanlage verweilen. Dieselbe hat sich, soweit ich beobachtet, bis zum Ausschlüpfen der Larve in keiner Weise verändert. Sie wird auch dann nur von zwei symmetrischen Zellen gebildet. Der große Kern zwischen den Genitalzellen ist nicht mehr so deutlich wie früher. Die kleinen Zellen, wie bei *Cucullanus*, fand ich nicht.

Mitteldarm.

Auch die Mitteldarmanlage bietet Abweichungen von dem Verhalten der andern besprochenen Arten. Ihre Lage zu den einzelnen Zellgruppen des Leibes ist allerdings genau ebenso, wie bei den andern Nematoden und verändert sich mit der Zeit genau so. Dagegen zeigt die Zellenzahl eine Abweichung; in Fig. 59 allerdings finde ich 16 Zellen, und so noch in manchem andern Präparate dieses Stadiums, z. B. in dem Objekt der Fig. 55. Auf etwas älteren Stadien, entsprechend Fig. 56, finden sich dann 18 Zellen. Von diesen sind das erste Paar etwas, die beiden letzten beträchtlich kleiner als die andern. Das erste Paar steht dorsal verschoben, Paar 2 und 3 folgen etwa symmetrisch. Paar 4 ist auch nach oben verschoben, so daß es nicht im Sagittalschnitt als Trapez erscheint, sondern als von oben eingeschobener Keil, Zellpaar 5 und 6 (die Zellen 9, 10, 11, 12) stehen über der Genitalanlage, dann folgen noch drei Paare. Da ich nun statt der letzten beiden Paare in einigen Präparaten zwei längsgestellte Spindeln traf, und zwar bei Stadien, die, wenig jünger als das der Fig. 56, im übrigen genau die oben

geschilderte Anordnung zeigen, und da bereits beträchtlich jüngere Stadien mit 16 *En*-Zellen dieselbe Anordnung im Mitteldarm zeigen, wie die späteren, nur daß sich bei ihnen statt der vier letzten Kerne zwei finden, glaube ich annehmen zu dürfen, daß die vier letzten Zellen als Schwesterpaare zusammengehören, daß sie also entodermal sind. Dabei bleibt fraglich, ob diese Teilung die letzte in der Gruppe 8/16 Zellen ist, dann würden die vordersten zwei Mitteldarmzellen nicht zur *En*-Gruppe gerechnet werden dürfen, oder ob, was mir wahrscheinlicher ist, diese Teilung die erste nach dem 16-zelligen Stadium des *En* ist. Dann würde auch jenes vorderste Zellpaar als entodermal aufzufassen sein. Dafür spricht besonders die lange Dauer der 16-zelligen Mitteldarmanlage, in der Unterschiede der Kerne nicht wahrnehmbar sind.

Dagegen fällt sehr bald auf, daß die Darmzellen jüngerer Stadien nicht typisch zweireihig angeordnet sind. Auf Fig. 59 ist dies noch nicht erreicht, dagegen in Fig. 56 leidlich deutlich. Es sind dort allerdings in den optischen Schnitt alle Kerne im Mitteldarm eingetragen, deren Zellen breit getroffen sind, so daß ihre Höhendifferenz nicht hervortritt. Dies ist in Fig. 57 *b* der Fall, und da sehen wir dann, daß zwar im hinteren Teile eine gewisse Symmetrie herrscht, im vorderen aber die Kerne der einen Seite höher stehen als die der andern, d. h., daß hier eine Drehung um die Längsachse stattgefunden hat. Dies tritt auch auf den Querschnitten deutlich hervor. Schon in Fig. 61 leicht ersichtlich, in Fig. 62 ebenfalls merkbar, setzt sich diese Tendenz mit dem Alter mehr und mehr durch, so daß schließlich nicht mehr von einer rechten und einer linken, sondern nur noch von einer oberen und einer unteren Zellreihe gesprochen werden kann. Das wird auf Totalpräparaten deutlich bei Stadien, die etwa Fig. 63 entsprechen, und hatte mich zuerst irregeführt, da ich, bei *Cucullanus* und *Pseudalius* gewohnt, wenn nur eine Reihe *En*-Zellen sichtbar war, eine Seitenansicht vor mir zu haben, jetzt bei demselben Kriterium stets vor die falsche Schmiede kam, bis mich die Querschnitte über den wahren Sachverhalt belehrten.

Die Darmzellen selbst sind anfangs kurz, von sehr bedeutender Höhe, dotterreich und plasmaarm, sie erscheinen daher hell und gleichmäßig granuliert. Der Kern ist mäßig groß mit deutlichem Nucleolus, sonst ohne erkennbare differenzierte Chromatinpartikel. Dies ändert sich bald. Um den Kern wird ein Hof dunkleren Protoplasmas sichtbar. Von ihm aus strahlen verästelte sich verjüngende Stränge in den Zellleib aus, während der Kern rasch wächst, und

besonders der Nucleolus durch seine Größe imponiert. Nach und nach nimmt das Plasma auf Kosten des Dotters so sehr überhand, daß die ehemals hellen Darmzellen auf Totalpräparaten und Schnitten nun dunkel gefärbt erscheinen. Dabei sind noch deutlich die Spuren der strangförmigen Verteilung dunklerer Substanz sichtbar. Der Kern ist sehr groß geworden, er wird von einer deutlichen Membran umgeben und enthält einen Nucleolus, dessen Durchmesser etwa die Hälfte von dem des Nucleus betragen dürfte. Die Streckung des Darmes und seine Loslösung von der Leibeswand entspricht dem bei den andern Nematoden beobachteten, wie in Fig. 64 zu sehen. Dabei scheint er mir stets der Rückseite genähert zu liegen, und zwar so sehr, daß er den Zusammenhang mit den dorsalen Muskelbändern nicht verliert, so hat man auf unserm Querschnitt Fig. 64 fast den Eindruck, als sei er an diesen Zellen aufgehängt. Worauf diese dorsale Lagerung des Mitteldarmes beruht, wage ich nicht zu entscheiden.

Bei der Streckung des Mitteldarmes bleibt die Zellenzahl durchaus konstant = 18, auch noch bei der jungen Larve. Dabei ist noch zu bemerken, daß die vordersten Darmzellen kleiner als die übrigen vom zweiten Paar an erscheinen, doch sind sie völlig mit diesen in eine Reihe getreten. Zwischen dem fünften und sechsten Zellpaar findet sich ein größerer kernfreier Raum, es liegen hier die beiden Geschlechtszellen, so daß wir diesbezüglich auch die genaueste Übereinstimmung mit jungen Stadien haben. Das Darmlumen tritt im Stadium III spaltförmig auf und zwar als gestreckte Zickzacklinie, später tritt Schlängelung des Lumens ein, wenn auch nicht so hochgradig, wie bei *Rhabdonema.* Wir wollen uns daher die Beschreibung dieses Zustandes bis dahin versparen.

Stomatodäum und Proctodäum.

Wir hätten uns jetzt mit End- und Vorderdarm zu beschäftigen, doch wollen wir hierzu nur bemerken, daß ersterer als Zellstrang vom hinteren Ende des Mitteldarmes in ganz kurzen Bogen an die ventrale Mittellinie zieht. Die Zahl der beteiligten Zellen dürfte nicht sehr bedeutend von der bei *Cucullanus* abweichen.

Von den andern Zellen des Hinterendes habe ich nichts zu berichten, nur konnte ich wahrnehmen, daß sich rechts und links vom Enddarm zwischen ihm und der Leibeswand noch eine kleinzellige Gruppe findet.

Das kurze Stomatodäum setzt sich aus dem eigentlichen Schlund-

rohr und den deutlich von ihm abgegrenzten Bulbus zusammen. Wie dünn der Übergangsteil wird, zeigt Fig. 64.

Der Bau des Oesophagus ist dreikantig und enthält Kanten- und Flächenkerne, letztere teils einzeln, teils paarig. Eine nähere Analyse habe ich unterlassen, doch will mir scheinen, daß eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Cucullanus* nicht besteht.

Auch im Vorderende habe ich das übrige Material nicht studiert (bis auf die unten bei »Ectoderm und Mesoderm« zu besprechenden Zellen). Die große Masse der hier vorhandenen kleinen Zellen dürfte dem Nervensystem und den Sinnesorganen angehören. Ob noch sonst Organanlagen sich hier finden, wage ich nicht zu entscheiden; über die Excretionszelle siehe unten.

Ectoderm und Mesoderm.

α. Allgemeine Ausbildung der Leibeswand.

Wir finden auch hier ursprünglich sechs Reihen dorsaler großer Zellen (vgl. Fig. 52), von diesen verschmelzen wieder die beiden mittleren zu einer unpaaren unter Überwanderung ihrer Kerne auf die andre Seite. Ein Stadium aus diesem Vorgang zeigt Fig. 53, der Querschnitt Fig. 60, der Sagittalschnitt Fig. 59. Da sich, wie Fig. 60 und 53 zeigen, die Kerne der entstehenden Dorsalreihen gerade etwa in der Mediangegend finden, so sind auf dem Sagittalschnitt auch in fast allen Zellen Kerne getroffen. Zwischen der Dorsalreihe und dem Darm dagegen sind keine kleinzelligen Elemente zu finden. Nach vollendeter Ausbildung der Medianreihe zeigt uns Fig. 56 ein Objekt von der Rückseite. Aus dem Vergleich der aufeinander folgenden Dorsalansichten sehen wir zugleich, wie die sechs bzw. fünf großen Zellreihen auf der Oberfläche immer mehr Raum gewinnen, auf Fig. 56 sind die beiden Ventralreihen vom Rücken aus kaum noch sichtbar. Den gleichen Vorgang zeigen uns die Querschnitte Fig. 60—62. Zum Verständnis der Fig. 60 ist noch darauf hinzuweisen, daß, wie aus Fig. 59 erhellt, ein von oben senkrecht zur Achse des Darmes durch die Geschlechtsanlage geführter Schnitt unter der letzteren zahlreiche Zellen treffen wird, die schon dem Hinterende bzw. Vorderende des Wurmes angehören. Günstiger getroffen ist Fig. 61, etwa dem Sagittalschnitt (optisch) Fig. 57 *b* entsprechend; ersterer erklärt leicht, wie es kommt, daß auf dem Sagittalschnitt oberhalb des Darmes überhaupt keine Kerne getroffen

sind, dieselben liegen nämlich schon auf diesem Stadium in den äußersten lateralen Ecken ihrer Zellen.

Es spielt sich nun nämlich auch hier das Überwandern der Kerne in der Dorsalreihe nach der seitlichen Region genau so ab, wie bei den andern Formen. Von den von mir untersuchten kann ich neben den viel kleineren *Cucullanus*-Embryonen besonders diese schöne große Form zum Studium der einschlägigen Verhältnisse empfehlen. Ein Vergleich zwischen Fig. 61 und Fig. 62 zeigt folgendes: der Kern *d* liegt in Fig. 61 bereits in der äußersten Ecke der transversal stark gestreckten Dorsalzelle neben dem kleinzelligen Material der Rinne. Ist letzteres auch noch nicht in die Längsstreifen zerfallen, so sehen wir doch deutlich, daß seine Zellen zum Teil schon weiter dorsalwärts verschoben sind als in Fig. 60. Es mag dies vielleicht mit der Kernteilung in teilweisem Zusammenhange stehen, die sich, wie uns leicht ein Vergleich der Kerngröße und Zellzahl der einschlägigen Elemente lehrt, zwischen den beiden den Figuren zugrunde liegenden Stadien abgespielt hat. Fig. 62 zeigt uns dann die Rinne bereits aufgelöst, die großen Kerne haben ihre Lage nicht wesentlich verändert, dagegen sind die kleinen Zellen der dorsalen Bänder sich viel näher gekommen und grenzen, sich gegen die Peripherie emporreckend, deutlicher die Seitenfelder ab. Fig. 62 entspricht einem Stadium I/II. So sehen wir denn auch bereits in dem wohl nur wenig jüngeren Stadium Fig. 57 die kleinen Zellen als getrennte Reihen ober- und unterhalb der großkernigen Region auftreten, bereits der Leibeswand sehr genähert, so daß sie in derselben mit eingetragen sind. Auch im ventralen Teil der ehemaligen Rinne markiert sich, genau wie bei *Cucullanus*, der Zerfall in drei Streifen, indem auch hier die beiden seitlichen stark gegen die Peripherie vordrängen. Den vollständigen Zerfall der ehemaligen Rinne sehen wir dann in Fig. 63. Dieselbe zeigt, wie es bei der starken Streckung des ganzen Tieres nicht wunderbar ist, nur spärliche Kerne, von denen der Seitenlinie jederseits nur einen Lateralkern. Im Darm finden sich erst auf dem Nachbarschnitt Kerne zugleich mit einem Dorsalkern der Seitenfelder. Daß diese Verhältnisse sich auch beim alten Embryo nicht ändern, beweist Fig. 64 von einem Stadium IV, wo wir in einem Schnitt je einen Lateralkern und in allen Muskelfeldern einen Kern finden, während wir im zweiten nur die Dorsal- und Ventralkerne finden. Wir können hier übrigens bereits die Cuticulabildung wahrnehmen. Auf den Vergleich von Frontal- und Sagittalschnitten verschiedenalteriger Stadien zur Erläuterung des verschiedenen Verhaltens

der kleinen und der großen Kerne wurde verzichtet. Als Frontalschnitt ist nur ein optischer Frontalschnitt durch das Objekt der Fig. 56 mit roten Linien in diese eingetragen, und wir sehen hier den Darm entsprechend dem Alter des Objektes von den Seitenfeldern noch durch eine Reihe von Zellen getrennt.

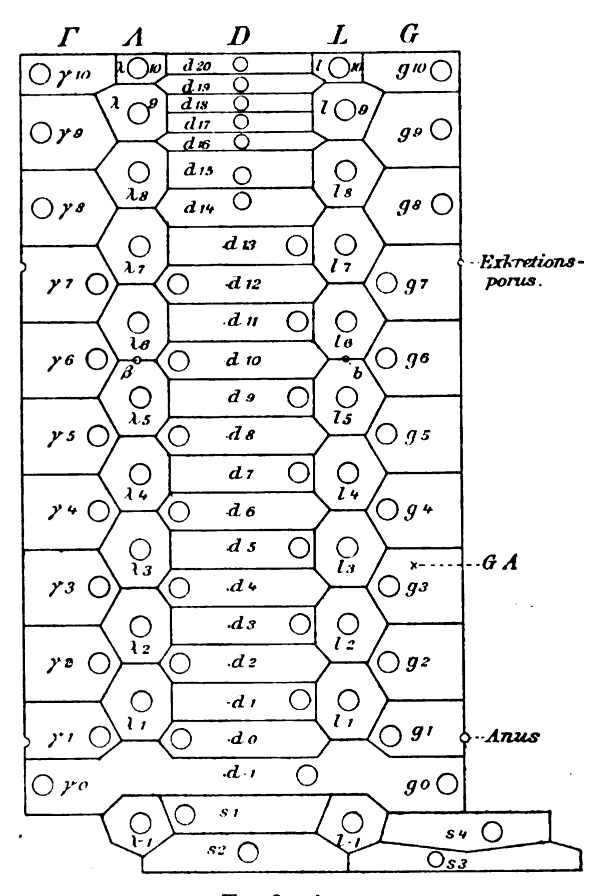
β. Zellanordnung im Ectoderm.

Betrachten wir nun die Anordnung der Zellen im einzelnen, so finden wir genau die bekannten Verhältnisse. Die Lateral- und Ventralkerne stehen symmetrisch, die der Dorsalreihe anfangs medial, nachher alternierend rechts und links. Um den Mund bilden die Zellen d_{20} mediodorsal, l_{10} rechts, g_{10} und γ_{10} medioventral, λ_{10} links einen Ring. An die Zelle d_{20} schließen sich weitere sechs d-Zellen mit mediodorsalem Kern. Die Abgrenzung dieser Zellen gegen die in ihrem Bereiche liegenden Lateralzellen $l_{10, 9, 8}$ habe ich nicht erforscht, ebensowenig die Grenzen der letzteren gegen die Ventralzellen mit in der Mittellinie gelegenen Kernen $g_{10, 9, 7}$. Von g_7 usw. an finden wir typisch folgende Verhältnisse: Die Kerne der Ventral- und Lateralreihe alternieren, wie sich auch die Zellen zwischeneinander schieben, die Kerne der Dorsalreihe stehen auf der einen Seite über den Lateral-, auf der andern über den Ventralkernen, es grenzen wieder an eine Lateralzelle drei Dorsal- und zwei Ventralzellen. An d_{14} grenzt l_7 und λ_7 hinten unten, an diese hinten unten g_7 bzw. γ_7, an d_{14} ferner nach hinten zu d_{13}, die sonst nur von d_{12} und denselben λ- und l-Zellen begrenzt wird; d_{12} grenzt wieder an zwei l- und λ-Zellen l_7 und l_6; usw. bis zu l_1, die an vier d-Zellen grenzt, auf sie folgt dann nur noch eine Lateralzelle l_{-1}, der Platz für l_0 scheint frei zu bleiben. Die letzte Ventralzelle in normaler Stellung ist g_1, g_0 die letzte paarige Ventralzelle grenzt nur noch an eine l-Zelle. An d_{-1}, l_{-1}, g_0, γ_0, λ_{-1}, schließen sich dann noch vier unpaare Zellen, den Schwanz bildend. In Merkatorprojektion würde die Oberfläche des Wurmes sich also folgendermaßen ausnehmen (Textfig. *i*). Zwischen l_5 und $_6$ findet sich, wie bei den andern Nematoden, der einzelne kleine Kern b bzw. β, unter ihm demgemäß g_6, über ihm d_{10}.

Wir finden also wieder dieselben Zellen bei allen Individuen in derselben Anordnung zueinander. Wichtig will mir hier erscheinen, noch einen Punkt hervorzuheben, daß nämlich durchaus nicht willkürlich bald rechts oder bald links die Dorsalkerne in den Lücken der Lateralreihen stehen, vielmehr liegt immer links der Kern über der Lücke, rechts über dem Lateralkern. Es trifft das auch auf

Pseudalius minor zu, vgl. die Fig. 35 u. 36, und wir werden dementsprechend auch die Verhältnisse bei *Rhabdonema nigrovenosum* finden. Auch sonst ist die Anordnung der Kerne bei beiden Formen sehr ähnlich, daher kann wohl dies hier genügen.

Auch den inneren Organen gegenüber zeigt sich eine Konstanz der Lage, der Enddarm öffnet sich zwischen g_1 und γ_1, die Urgeschlechts-



Textfig. *i*.

zelle liegt in der Gegend von l_3 und λ_3, meist wenig vor dem Kern dieser Zellen, die Excretionszelle liegt zwischen den vordersten Teilen der Zellen g_7 und γ_7.

Die Zelle selbst habe ich nicht studiert, doch fällt ihr großer Kern leicht auf allen einschlägigen Stadien unter dem hinteren Abschnitt des Oesophagus auf. Er ist schon auf Stadien kenntlich, auf

denen er noch direkt an der Oberfläche liegt. Daher erscheint ausgeschlossen, daß die Zelle aus derselben Gegend, wie die Reihen großer dorsaler Zellen, stammt. Auf späteren Stadien, z. B. Fig. 58, ist der Kern einer der größten des Embryo, mit starker Kernmembran und dunklem großen Nucleolus.]

Was nun den Bau der großen Zellreihen betrifft, so ist ihr Plasma auf jüngeren Stadien im allgemeinen gleichmäßig und etwa ebenso reichlich, wie in andern Zellen. Auf älteren dagegen ist die Zelle plasmaarm und nur in der Nähe des Kernes findet sich eine stärkere Anhäufung desselben, von der aus Stränge dichteren Plasmas in die Zelle ausstrahlen. Dies Verhältnis bleibt erhalten auch auf älteren Stadien, auf denen das Seitenfeld, vom Darm abgelöst, weit weniger voluminös erscheint, als bei jüngeren Embryonen, vgl. Fig. 64. Mit dem zunehmenden Alter werden die Zellgrenzen immer undeutlicher. Da sie sich jedoch auch bei recht vorgerückten Individuen stets auf dem einen oder andern Schnitt noch erkennen ließen, glaube ich, daß man hier von einem wahren Syncytium nicht reden kann.

Die Kerne aller drei Reihen sind groß, bläschenförmig, bei älteren Stadien radiär abgeplattet und auch in der Längsrichtung etwas gestreckt. Die Kernmembran ist deutlich, das Chromatin sehr fein verteilt, der Peripherie zu etwas verdichtet. In der Mitte des Kernes findet sich ein großer Nucleolus. Auf etwas älteren Stadien, in Fig. 56 bereits angedeutet, in Fig. 57 deutlich hervortretend, zeigt sich zwischen den Kernen der Seitenfelder eine Differenzierung. Die Kerne der Dorsal- und Ventrallinien sind einander völlig gleich, die der Laterallinien, also die Mittelreihen der Seitenfelder, sind erheblich größer, besonders fällt die beträchtliche Größe der Nucleolen auf. Diese Kerne sind neben dem Excretionskern die größten des Embryo. Die vier Schwanzkerne sind kleiner, selbst als die Dorsal- und Ventralkerne, blasser und besonders mit einem weit zarteren Nucleolus versehen. Ihre Größe übertrifft dagegen doch recht beträchtlich die der Muskelkerne, immerhin könnte man nach der Struktur dieser Elemente Zweifel an der Zugehörigkeit zum Ectoderm haben, wenn nicht gerade im Hinterende die Zellgrenzen deutlich hervortreten.

Wo stammen nun diese großkernigen Elemente her und wie verbreiten sie sich über den ganzen Körper? Hierüber soll das Folgende noch einige Angaben enthalten. Auf dem hinteren Rückenteil sehen wir bei unsrer Form von Anfang an größere Elemente, aber auch bei *Cucullanus*, wo sich dies Merkmal erst spät ausbildet, traten hier

die großen Zellen gleich geschlossen auf. Anders liegen die Verhältnisse im Vorderende. Schon Fig. 66 zeigt, daß hier die Kontinuität der großen Zellen unterbrochen ist zwischen l_7 und l_8 abgesehen von der kleinen Zelle *b*, die auf diesem Stadium auch noch oberflächlich zu liegen scheint. Wie weit nun doch vielleicht die Zellen zwischen l_7 und l_8 von diesen ihren Nachbarn überlagert sind, kann ich nicht entscheiden, da mir gute Chlorgoldpräparate nicht vorlagen. Immerhin scheint es mir unwahrscheinlich, daß die vorderen Lateralzellen über die kleinzellige Enklave hinweggewandert sein sollten, besonders da die letztere um so deutlicher ist, je jünger das Stadium, vgl. Fig. 65, 52. Es scheint also, daß die großzellige Masse nicht kontinuierlich auftritt, oder daß wenigstens ein Teil der Zellen ihres Gebietes kleinkernig bleibt (oder wird) und in die Tiefe rückt.

Ein zweiter wichtiger Punkt, der aus Fig. 66 hervorgeht, besonders deutlich aber in Fig. 55 sich zeigt, ist der, daß die großen Zellen ursprünglich der Stelle der späteren Mundöffnung ziemlich fern bleiben und dieselbe erst nach und nach durch Ausbreitung der einzelnen Elemente in ihr Bereich ziehen, während sie die Stelle des späteren Schwanzendes von Anfang an wenigstens vom Rücken her decken. Es ist dabei zu bemerken wie sehr bei dieser Form ursprünglich Kopf und Schwanzende ventral einander genähert liegen (vgl. auch Schnitt 59).

Drittens machte mich Fig. 55 zuerst darauf aufmerksam, daß auch im einzelnen die Anordnung der großen Zellen insofern eine andre ist denn später, als die Zellen l_2 und l_4 lateral aus ihrer Reihe etwas verschoben sind. Auch dies tritt noch deutlicher auf jungen Stadien hervor, vgl. Fig. 52—54, wo die Zellen l_2 und l_4 direkt mit g_7 in einer Flucht liegen. Allein durch den Vergleich der Lagebeziehung dieser Zellen in successive älteren Stadien läßt sich zwar ihr späterer Anschluß an eine der beiden Reihen recht wohl feststellen. Sehr erleichtert wird dies jedoch bei unsrer Form dadurch, daß schon auf so frühen Stadien wie das der Fig. 53 die Kerne der Seitenreihen sich von denen der Ventral- und Dorsalzellen deutlich durch ihre Größe unterscheiden. So konnten stets die Zellen l_2 und l_4 leicht aufgefunden werden. Es erhellt nun, daß durch dies Verständnis der Lateralreihe auch das der Ventralreihe erleichtert wurde. So konnten fast alle großen Zellen noch auf Stadium Fig. 52 rekognosziert werden, vgl. die Buchstabenbezeichnung der Figur. Ich gebe hier anschließend eine Schilderung ihrer gegenseitigen Lage auf diesem jungen Stadium.

Gehen wir aus von den kleinen Zellen, deren Übergang in die bekannten b und β uns die Figurenfolge 52—57 a zeigt. Die etwas abweichende Lage in bezug auf den Gesammtorganismus findet ihre Erklärung in der Lage des letzteren, da natürlich, sobald das Kopfende etwas mehr gesenkt ist, das Hinterende in der Dorsalansicht länger erscheint und umgekehrt. Die Lagebeziehung zu den andern Zellen, besonders denen der Rückenlinie, ist jedoch durchaus konstant. Auf dem späteren Stadium fanden wir die Zelle d_{10} über β, hier in Fig. 52 liegt eine Dorsalzelle unmittelbar hinter, eine vor dem kleinen Zellpaar. Welche von beiden wird nun d_{10}? Meiner Überzeugung nach die hintere und zwar aus folgenden Gründen. Einmal: der Kern d_{10} liegt immer links, vgl. S. 27 ff., bei dem alternierenden Überwandern wird er also von rechts gekommen sein. Ursprünglich der rechten Seite scheint nun regelmäßig der Kern hinter b und β anzugehören. Fig. 52 zeigt das noch leidlich deutlich; der nächste Kern ist wie seine Zelle unzweifelhaft linksseitig.

Durch diese Erkenntnis und das Auffinden von b und β wird es uns nun möglich noch auf sehr jungen Stadien eine Reihe von Zellen wiederzuerkennen. Wir wollen hier zunächst ihre Anordnung auf einem Stadium besprechen, wo die beiden Dorsalreihen zu verschmelzen beginnen. In diesen Reihen finden wir hinter b und β entsprechend der Lage des Embryo und der starken ventralen Annäherung des späteren Schwanz- an das Kopfende nur wenige Zellen, etwas mehr in Fig. 53 und bei *Rhabdonema* Fig. 65[1]. Die Bezeichnung dieser Zellen bietet nicht die mindeste Schwierigkeit. Anders die Lateralreihen.

Bei *Rhabdonema* allerdings stehen ihre Zellen bereits in einer Reihe und nur wenig erinnert die Form der Zellen l_4 und λ_4 daran, daß sie sich wohl von der Seite her eingekeilt haben. Bei *Cucullanus* Fig. 51 b ist das noch sehr deutlich und bei *Nematoxys* endlich liegen sie in Fig. 52 und 53 überhaupt nicht in der Flucht der übrigen Lateralreihe. Dieser Unterschied läßt sich vielleicht aus der Gesamtgestalt erklären. Es dürfte der in dieser Zeit wesentlich schlankere *Rhabdonema*-Embryo den Zellen früher die Möglichkeit bieten

[1] Da es sich hier nur um die episodenhafte Darstellung von Vorgängen handelt, die den von uns in der Hauptsache betrachteten Entwicklungsstadien voraufgehen, mag entschuldigt werden, daß ich hier mehr als bisher die verschiedenen Formen nebeneinander bespreche. Ich werde auch des weiteren *Rhabdonema nigrovenosum* heranziehen und gebe in Fig. 50 und 51 noch einige Bilder von *Cucullanus*, die ich ebenfalls zu vergleichen bitte.

hintereinander zu treten. Dasselbe werden wir auch bei den Ventralreihen finden, die bei *Rhabdonema* bereits völlig ihre definitive Anordnung besitzen. — Daß es sich bei diesen anders gestellten Zellen des *Nematoxys*-Embryo tatsächlich um l_2 und l_4 handelt, wurde oben bereits besprochen, doch auch die Beobachtungen an *Cucullanus* werden hierfür zur Stütze. Doch wollen wir die Dorsal- und Lateralreihen dieser Form erst weiter unten mitbesprechen.

Über die vor den Kernen b und β gelegenen Teile der Dorsal- und Lateralreihen habe ich nur an *Rhabdonema* und *Nematoxys* Sicheres ermitteln können. In der Lateralreihe zeigt Fig. 66 bei ersterer Form vor b und β die Kerne l_6 und λ_6, davor l_7 und λ_7, dann folgt eine kleinkernige Gruppe, und von ihr beiderseits lateralwärts divergierend die Zellreihen l_{8-10} und λ_{8-10}. Diese letztere Divergenz tritt bei *Nematoxys* Fig. 53 noch deutlicher hervor. Hier konnte ich auch sämtliche Zellen in derselben Lage in Fig. 52 wiederfinden. Bei *Rhabdonema* gelang dies vorwärts nur bis l_8, da die dunkle Färbung des Vorderendes weiterhin ein Erkennen mir unmöglich machte. Dagegen glaube ich gerade bei *Rhabdonema*, wenn auch auf dem etwas älteren Stadium Fig. 66, alle vorderen d-Kerne erkannt zu haben, immerhin nur sehr mühsam, so daß ich der Figur eine große Beweiskraft nicht beimessen kann. Die drei Zellen d_{11-13} treten hier allerdings als auffällige Gruppe sehr deutlich hervor und zeigen sich in Fig. 65 mit d_{14} zusammen als direkte Fortsetzung der beiden Dorsalreihen, mit ihren Spitzen schon alternierend ineinander greifend. Ebenso auffallend bilden die Zellen d_{11-13} bei *Nematoxys* Fig. 52 und 53 eine besondere Gruppe, die noch die zweireihige Anordnung wahrt. Der Kern d_{14} liegt median in der bereits unpaaren Zelle, wie bei *Rhabdonema* auf dem Stadium der Fig. 66, und bei beiden Formen bleibt diese Anordnung dauernd. Ob die Zelle d_{14} auch bei *Nematoxys* ursprünglich der rechten Seite angehörte oder gleich medial auftrat, habe ich nicht untersucht.

Über die ursprüngliche Lage der weiter vorn gelegenen d-Zellen habe ich bei *Rhabdonema* nichts mehr ermittelt. Sie liegen in Fig. 66 bereits alle unpaar medial. Auf dem jüngeren Stadium Fig. 65 liegen ebenfalls zwei Zellen medial, da ich jedoch ihre seitliche Abgrenzung nicht genau feststellen konnte, besonders bei der vorderen nicht entscheiden konnte ob rechts und links von ihr noch großkernige Elemente lagen, so muß die Frage offen bleiben, welcher Zelle in der definitiven Anordnung sie entspricht. Daß diese beiden Zellen d_{15} und d_{16} sind, scheint mir die Sachlage bei *Nematoxys*

wahrscheinlich zu machen. Bei dieser Form ist die zwischen l_8 und λ_8 gelegene Zelle wohl sicher als d_{15} anzusehen, da sich zwischen sie und d_{14} keine andre Zelle mehr einschieben kann. Über die *d*-Reihen weiteres zu sagen oder zu vermuten halte ich nicht für zweckmäßig.

Die Ventralreihen zeigen bei dem jüngsten uns von *Rhabdonema* vorliegenden Stadium keine Besonderheiten, sondern gestreckten Verlauf. Anders bei *Nematoxys*. Hier treffen wir in direkter Fortsetzung der Reihe l_2, l_4 einen Kern und Zelle, die ihrem histologischen Verhalten nach der Ventralreihe zugehören. Der nächst vordere Kern in der gleichen Flucht gehört seinem Umfange nach offenbar schon zu der kleinzelligen Gruppe zwischen l_7 und l_8, die übrigen Ventralzellen liegen etwas tiefer in einer Reihe. Wie ich sie auf die späteren beziehe, zeigen die Buchstabenbezeichnungen.

An dem leider so kleinen *Cucullanus*-Embryo wollte es mir nicht recht gelingen, diese Verhältnisse deutlich zur Anschauung zu bekommen.

Ich verweise daher betreffend dieses Detail auf die Figuren und möchte nur erwähnen, daß auch auf diesen jungen Stadien die Zellanordnung, so weit sie studiert wurde, noch typisch ist. Hinter *b* und *β*, die sich als deutlich tiefer gelegene Kerne leicht kenntlich machen, folgt jederseits eine Viererreihe alternierend geordneter Zellen, dann jederseits ein Paar, das weniger deutlich in der Reihe steht, dann weitere in deutlicher Reihenordnung. In Fig. 51 *b* haben wir im ganzen im hinteren Teil der Dorsalreihen 14 Zellen, von denen das letzte Paar ein wenig kleiner ist als die vorhergehenden, es dürften das bereits die ersten beiden Schwanzzellen sein. Ähnliche Elemente schließen sich auf der Unterseite in einfacher Querreihe an (γ_0, S_3, S_4, g_0?). Dann folgt bereits die Mitteldarmanlage.

Seitlich von den ersten vier Dorsalkernen hinter *b* und *β* treffen wir jederseits die Lateralzellen l_{1-5}, λ_{1-5}, an l_5 anschließend l_6 und l_7, dann kleinere Kerne, vor ihnen l_{8-10}. Letztere Zellen von l_6 an sind auf jüngeren Stadien nicht immer mit der wünschenswerten Sicherheit zu erkennen. Seitlich zwischen l_5 und $_6$ findet sich jederseits eine *g*-Zelle, aus der Ventralreihe ein wenig medianwärts verschoben, vor ihr stets, auch auf den jüngsten einschlägigen Stadien noch deutlich kenntlich drei Ventralzellen, hinter ihr meist fünf. Nur in Fig. 51 *b* finden sich hier sechs in dem sich von unten her noch ein Element zwischen die beiden ursprünglich letzten einschiebt.

Ganz diese Ordnung liegt noch in Fig. 51 *a* vor, einem Stadium, in dem die letzte (unvollständige) Hauptfurchung (vgl. l. c. S. 9 X

und S. 42) gerade lebhaft wird. Das etwas jüngere Stadium Fig. 50 zeigt die Verhältnisse vor dem Beginn dieser Furchung (die Teilung der Entodermzellen von 8 zu 16 ist im Beginn). Sie zeigt im Bereiche der hinteren Dorsalzellen keine Abweichungen von den vorigen Figuren, und wenn wir annehmen, daß l_4 noch mehr als später in dem Verbande der Ventralzellen liegt, auch keine im Bereiche der hinteren Lateral- und aller Ventralzellen. Die vorderen Dorsal- und Lateralzellen zu identifizieren ist mir nicht gelungen. Doch zweifle ich nach dem, was ich hier sah, nicht, daß auch dies sich bei eingehendem Studium leicht erreichen ließe. Worauf es mir hier ankommt, ist das folgende.

Das Objekt ist, was die Zellenzahl betrifft, dem der Fig. 25 l. c. nur dadurch voraus, daß die dort fast beendete IX. Hauptfurchung hier völlig abgeschlossen ist und sich im Entoderm bereits die ersten Spindeln der letzten Teilung zeigen. Also vor der letzten ganzen (IX.) Hauptfurchung typische Zellanordnung aller Elemente (vgl. Fig. 23 u. 24 l. c.), nach derselben wenigstens in der hinteren Rückengegend wieder typische Anordnung, die dann durch keine Furchung mehr gestört wird. Noch interessanter als die Seitenreihen ist die dorsale. Hier finden wir während der ganzen IX. Hauptfurchung und auch später keine Zellteilung mehr. Die letzte war also die in Fig. 22/23 l. c. analysierte, und es sind dieselben Zellen wie in letzterer Figur, die auch später diese Gegend einnehmen, und die durch ihren histologischen Charakter, ihre gegenseitige Lage und die vor ihnen auftretende Einsenkung primär ectodermaler Elemente sich so deutlich charakterisieren, daß man sie leicht in den auf b und β folgenden Zellen der Dorsalreihen wieder erkennt. Von diesen würden also die vordersten der Fig. 50 gleich den Zellen $\gamma I1'x$ und $c I1'x$ der Fig. 23 *a* (l. c.) zu setzen sein. Übertragen wir das auf spätere Stadien, so können wir setzen: $c I1'x = d_{10}$, $\gamma I1'x = d_9$, $c I1'y = d_8$ usw. bis $\gamma I1''y = d_3$. Weiter zurück möchte ich diese Reihe nicht verfolgen. Wenn mir auch die Bilder späterer Stadien dafür zu sprechen scheinen, daß die $c I2'$ und $\gamma I2'$-Zellen sich ebenfalls den Dorsalreihen einordnen, in entsprechender Folge, so kann ich das doch nicht beweisen. Demnach dürften die vorderen d-Zellen im wesentlichen der Gruppe $a II$, die Lateral- und Ventralzellen $b I$ und βI angehören. Es erscheint ohne weiteres möglich, hier bei günstigeren Objekten, z. B. *Nematoxys*, noch genauere und prinzipiell recht wichtige Resultate zu finden.

γ. Zellanordnung im Mesoderm.

Zum Schlusse kommen wir zur Muskulatur. Wir hatten die anfangs (Fig. 60) noch großkernige, dann kleinkernige (Fig. 61) Rinne sich in die einzelnen Bänder auflösen sehen, konnten dann beobachten, wie sich die Elemente der dorsalen und der ventrolateralen Bänder radiär streckten und den Anschluß an die sich bildende Cuticula gewannen. Gleichzeitig sehen wir auch hier wieder die aktive Beweglichkeit eintreten. Dies und die Lage der Streifen spricht überzeugend für ihre Bedeutung als Muskulatur. Auch hier erkennen wir deutlich, wie bei *Pseudalius*, daß der Aufbau jedes Muskelbandes aus zwei Reihen, im wesentlichen alternierend gestellter, langgestreckter Zellen besteht. Dies zeigt Fig. 57*a*, wo die weiter auswärts gelegene Reihe mit ausgeführten Kernen, die mediale mit dem Kontur der Kerne angegeben ist. Dies zeigt auch deutlich Fig. 58, in der wir das rechte dorsale Muskelband vor uns haben. Auch aus Querschnitten ist das Verhalten deutlich zu ersehen, besonders auf denen jüngerer Stadien, vgl. Fig. 61, wo überhaupt durch die Größe der Zellen alles leichter sichtbar ist.

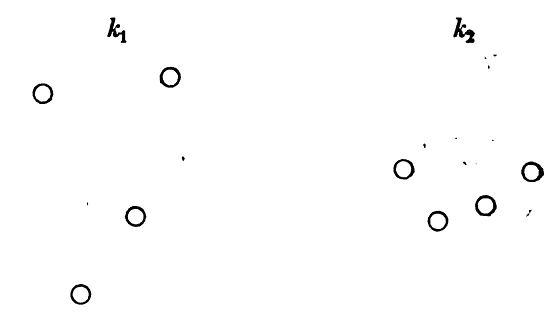
Doch auch in diesem System ist die Anordnung der Zellen eine genau präzisierte, und so unvollständig auch meine Analyse sein mag, die den ventralen Zellen gegenüber bisher versagt hat und auch in den Rückenbändern noch nicht alles zu klären vermochte, so scheint mir doch das, was an Resultaten gewonnen wurde, interessant genug, um hier mitgeteilt zu werden (vgl. Fig. 57 und 58). Wie bereits gesagt, stehen die Kerne alternierend. Der letzte liegt zwar nicht genau im Verlauf einer Reihe, sondern etwa zwischen beiden, scheint jedoch, soweit sich die Zellgrenzen erkennen ließen, der äußeren Reihe anzugehören. Der zweite Kern liegt deutlich in der inneren, der dritte in der äußeren und so fort auf beiden Seiten. Dabei stehen sich rechts immer zwei Kerne näher als jeder mit dem andern Nachbarn, so daß lange und kurze Intervalle wechseln, und zwar ist immer der weiter vorn liegende äußere Kern dem hinter ihm folgenden genähert. Diese Annäherung ist links undeutlich, oft umgekehrt. Zugleich stehen rechts fast alle Kerne etwas weiter vorn, als links, immerhin jedoch noch so weit symmetrisch, daß man die zusammengehörigen Vierergruppen, gebildet aus je einem Kern jeder Reihe, wohl erkennen kann. Da nun die Distanz der beiden linken Kerne eine größere ist, als die der rechtsseitigen, ergibt sich folgende Figur (vgl. Textfig. 2 k_1 und k_2 auf S. 36) für jede einzelne Gruppe. Diese

Figuren können mehr oder weniger deutlich und mehr oder weniger spitz sein.

Betrachten wir nun die Kernstellung im einzelnen. Die letzten Kerne liegen etwas hinter dem Dorsalkern d_1, der rechte wenig vor dem linken. Die zweite Gruppe findet sich in der Gegend von d_2 und $_3$, sie beginnt beim Kern der ersteren Zelle mit dem inneren linken Nucleus, dann folgt der innere rechte, dann fast mit ihm gleich weit vorn der äußere linke und endlich der äußere rechte.

Die dritte Gruppe, Kern $_4$ und $_5$ jederseits, liegt im Bereich von d_{3-5}. In ersterer Zelle beginnt sie mit dem inneren linken Nucleus, dann treffen wir erst viel weiter vorn den inneren rechten und dicht bei ihm erst den äußeren linken, dann den äußeren rechten.

Noch größer, als in dieser Gruppe, wird der Abstand in der nächsten, so daß ihr innerer linker Kern dem äußeren der vorigen



Textfig. *k*.

sehr viel näher liegt, als einer dieser Kerne seinem linken äußeren Gruppengenossen. Diese dritte Gruppe, jederseits Nucleus 6 und 7, erstreckt sich über die Zellen d_{5-7}. In ersterer beginnt sie mit dem inneren linken Kern, dann kommt eine lange kernfreie Strecke, es folgt der innere rechte und vor ihm, fast auf gleicher Höhe, der äußere linke und rechte.

Dichter zusammengedrängt erscheint wieder die nächste Gruppe. Sie liegt etwa bei d_8, beginnt mit dem linken inneren, dann folgt der rechte innere und fast nebeneinander der rechte und linke äußere Nucleus.

Gruppe 6 (Nucleus 10 und 11) findet sich etwa bei d_{10}, beginnt mit dem inneren linken, an den sich etwa in gleichen Abständen der innere rechte, der äußere linke und der äußere rechte anschließen. Diese Gruppe läßt sich noch leicht erkennen, die nächst vordere gehört

schon dem durch seinen reichen Zellinhalt schwerer durchsichtigen Vorderende an.

Sie ist die siebente (Kern 12 und 13), liegt in der Gegend von d_{11-12}, beginnt mit dem inneren linken Nucleus, ihm fast gegenüber findet sich der innere rechte, dann folgt eine kleine Lücke und dann, sich wieder fast gegenüberstehend, erst der linke äußere, dann der rechte äußere. Wir sehen hier also die Unterschiede von links und rechts verschwinden. Die Kerne stehen von nun an fast symmetrisch.

Von den schwer zu ermittelnden Gruppen glaube ich hier noch drei wahrgenommen zu haben: die achte in der Höhe von d_{13} in der üblichen Reihenfolge der Elemente innerer linker, innerer rechter Nucleus fast gegenüber, äußerer linker, äußerer rechter, ebenfalls fast gegenüber.

Mit meist derselben Kernfolge, in Fig. 58 etwas abweichend, treffen wir dann etwa bei d_{14} und $_{15}$ die neunte Gruppe (Kern 16 und 17), dabei sind aber die Kerne einander bereits viel näher gerückt als in andern Gruppen, so daß die Kerne fast in einer Querreihe stehen.

Die vordersten Kerne zeigen dies noch deutlicher, die Unterschiede vom linken und rechten sind nicht mehr wahrnehmbar, die Distanz der inneren von den äußeren Kernen ist nur angedeutet.

Ob alle diese 19 Kerne tatsächlich Muskelkernen angehören, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, ich muß darüber noch an Schnittserien nähere Untersuchungen anstellen.

Was nun den Bau der hier besprochenen Zellen betrifft, so sind es langgestreckte, verhältnismäßig schmale Elemente, die sich auf älteren Stadien oft sehr deutlich gegeneinander und gegen die Umgebung abgrenzen. Contractile Elemente habe ich in diesen Zellen zwar nicht wahrgenommen, ich habe jedoch auch einerseits nur an Balsampräparaten untersucht, anderseits spezifische Muskeltinktionen nicht verwendet. Die Kerne dieser Zellen sind in jüngeren Stadien, bis Stadium III, rund, kugelig, blasser, als die der Seitenlinien, haben feinkörnig verteiltes Chromatin und einen kleinen, aber deutlichen Nucleolus. In der Umgebung der Kerne findet sich stets eine Anhäufung etwas dichteren Plasmas. Der Kern selbst füllt an seiner Stelle ungefähr die ganze Breite der Zelle aus, von da an wird dieselbe nach vorn und hinten schmaler. Da nun die nächste Zelle derselben Reihe nicht schon in der Höhe des Kernes der vorhergehenden beginnt, so ist jede Reihe aus dickeren Stücken und dünneren aufgebaut, von denen sich erstere stets in die durch letztere gebildeten Buchten der Nachbarreihen einfügen.

Rhabditis nigrovenosa.

Von diesem unserm letzten Objekt ist das Material hier außer im Winter stets leicht aus *Rana fusca* erhältlich.

Die Totalpräparate, mit Sublimat fixiert und mit Hämalaun gefärbt, waren recht brauchbar. Auf Schnitten zeigten die mit Pikrinessigsäure fixierten Objekte die Zellgrenzen deutlich. Oft aber waren die Kerne nicht so schön erhalten, daß ihre Differenzen mit wünschenswerter Deutlichkeit hervortraten. Dies war dagegen bei Sublimat-Material der Fall, doch fehlten hier die Zellgrenzen im Bilde oft völlig. Im übrigen traten nach der letzteren Behandlung auch die Furchungshöhle usw. deutlicher hervor.

Das Objekt zeichnet sich unvorteilhaft durch die schwer durchlässige Eihülle aus. Dieselbe stört ein rasches Eindringen der fixierenden Flüssigkeit, setzt der Entwässerung recht beträchtlichen Widerstand entgegen und stört oft durch ihre Dicke und Faltenbildung die Klarheit des Bildes.

So mag es wohl sein, daß NEUHAUS' Methode mit Essigsäurekarmin und Glycerin Vorzüge vor der Einschließung in Balsam hat, mit deren Resultaten ich nicht immer zufrieden war.

Das Objekt, etwas kleiner als das vorige, zeigt in der Größe der einzelnen Zellarten geringere Unterschiede, besonders aber in der Beschaffenheit ihres Plasmas auf älteren Stadien ziemliche Übereinstimmung. Es traten daher die charakteristischen Entwicklungsmomente dieser Periode lange nicht so deutlich hervor wie bei *Cucullanus*, doch wird man sie, sobald man nach ihnen sucht, auf Totalpräparaten bald auffinden. Sie sind dort fast ebenso deutlich wie bei der vorigen Form. Auf Schnitten dagegen traten sie recht wenig hervor, fast noch weniger als bei *Pseudalius minor*. Auffallend sind endlich noch die großen Spaltbildungen zwischen den Keimblättern.

Vorgeschichte.

Was die Vorgeschichte betrifft, habe ich eigne Untersuchungen nicht vorgenommen. Ich gebe das Folgende der Vollständigkeit halber nach der ZIEGLERschen Arbeit.

Die Furchung verläuft genau wie bei den übrigen Nematoden (ZIEGLER bezieht sich hier besonders auf die Beobachtungen, die SPEMANN in BOVERIS Institut an *Strongylus paradoxus* gemacht hat). Es findet bis zu dem »Stadium von 30 Zellen (16 Ectoderm-, 4 Ento-

dermzellen, 4 Mesodermzellen, 4 sekundäre Ectodermzellen, ferner die Zelle *G* und die Zelle *D*) keinerlei Einstülpung oder Umwachsung statt«. Erst nach der nächsten Teilung der Ectodermzellen vollzieht sich die Gastrulation, also wenn 32 Abkömmlinge der primären Somazelle vorhanden sind. Es sinken dann nämlich die vier Entodermzellen in die Tiefe, während dieses Vorgangs teilen sich die Mesodermzellen und rücken dann medianwärts zusammen. Nach der nächsten Teilung der S_1-, *C*- und *D*-Zellen tritt dann (Stadium von 64 Zellen im primären Ectoderm) die Einsenkung der hinteren Mesodermelemente ein (unsrer *m* und μ-Zellen). Nach wiederum der nächsten Teilung (es entstehen 128 Zellen im primären Ectoderm) sinken dann auch vermutlich alle übrigen Mesomeren (unsre *st*- und $\sigma\tau$-Zellen) in die Tiefe (von den vordersten Gliedern dieser Gruppe konnte es allerdings nicht mit Sicherheit ermittelt werden). Um dieselbe Zeit, d. h. nach der VII. Teilung der primären Ectodermzellen (= unsrer VIII. Hauptfurchung) wird auch die Genitalanlage eingesenkt, die hier bereits zweizellig ist. Der Vorderdarm ist durch eine Einstülpung im vorderen Teil des Embryo entstanden nach der VIII. Hauptfurchung, also gleichzeitig etwa mit dem Verschwinden der Stomatodäoblasten und der Urgeschlechtszellen.

Schnitte durch Stadien vor diesem Vorgang zeigen uns NEUHAUS' Figuren 1—4. Sie erläutern uns die derzeitigen Verhältnisse des Keimes sehr geschickt. Ist dann endlich auch die Genitalanlage eingesenkt, dann besteht der Embryo außen aus den Abkömmlingen der ersten, dritten und vierten Ursomazelle. In seinem Inneren findet sich die Anlage des Darmes, neben der rechts und links die Descendenz der Zelle *MSt* liegt. Unter dem Mitteldarm liegt symmetrisch das Genitalzellenpaar. Der Darm selbst läßt bereits deutlich Mittel- und Vorderdarm unterscheiden.

Diese Organe sind nun nicht fest verpackt wie bei den bisher besprochenen Formen, sondern es findet sich um den Darm, besonders auf seiner Rückseite, ein spaltförmiger Raum, offenbar Reste der primären Leibeshöhle.

Die Genitalanlage.

In betreff der Genitalanlage habe ich ebenfalls dem von ZIEGLER und NEUHAUS Ermittelten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Die folgenden Sätze dienen also nur der Vollständigkeit. Von früher Zeit her sind die Geschlechtszellen durch ihr dunkleres Plasma kenntlich. Bei ihrer Größe fällt dies noch besonders auf. Der Kern

ist anfangs der größte des ganzen Embryo. Vor den benachbarten ebenfalls großen Entodermkernen zeichnen sich die Genitalkerne besonders dadurch aus, daß ihr Chromatin mehr in groben Brocken angeordnet und nicht so fein verteilt ist wie in jenen. Später allerdings wird die Chromatinverteilung eine diffusere, und es würden so dieselben Verhältnisse erreicht werden wie im Entoderm, wenn sich an dessen Nuclei nicht derselbe Prozeß abspielte. So bleibt ein wenn auch nur geringer Unterschied. Der von Anfang an deutliche Nucleolus wird später außerordentlich groß und dunkel. Dagegen bleibt das Plasma der Zellen völlig homogen. Wie NEUHAUS angibt finden wir von dem Stadium an, wo das Hinterende des Embryo das Kopfende erreicht hat, vier Zellen, die unter sich, soweit ich erkennen konnte, völlig übereinstimmen. Wie die Genitalzellen ursprünglich unter der Mitte des Mitteldarmes (unter der sechsten und siebenten Zelle jeder Entodermreihe bzw. der ursprünglich fünften und sechsten) liegen, so behält die Anlage des Geschlechtsapparates diese Lage im wesentlichen bei noch beim fast reifen Embryo, obgleich sie dann bereits aus zehn oder mehr Zellen aufgebaut ist. Diese Zellen grenzen sich geradlinig voneinander ab, wenigstens sind häufig geradlinige Spalten zwischen ihnen sichtbar, die auf Schrumpfung zurückzuführen sein dürften. Die Gesamtanlage bleibt ventral, doch scheint sie mir nicht genau medial zu liegen sondern nach einer Seite ein wenig verschoben zu sein. Immerhin bezeichnet sie mit ihrer dunklen Zellmasse so deutlich die Bauchgegend, daß wir darin eine wesentliche Unterstützung bei der Orientierung von Totalpräparaten und Schnitten sehen können. Kleine Zellen fand ich ebenfalls auf älteren Stadien um die großen dunkeln Genitalzellen herum, ob sie aber Abkömmlinge dieser letzteren sind wage ich nicht zu entscheiden. Über die weitere Entwicklung des Genitalapparates brauche ich wohl nichts zu sagen. Sie liegt außerhalb des Rahmens unsrer Arbeit, ist außerdem bei NEUHAUS genau behandelt.

Mitteldarm.

Wir gehen jetzt zu den andern Organanlagen über, deren Anordnung wir bereits oben besprachen. Dieselbe wird deutlich illustriert durch die Fig. 6*a*—7 von NEUHAUS. Da wir jedoch jetzt bei dem Stadium angelangt sind, bei dem unsre eignen Studien anheben, seien hier auch die eignen Figuren angezogen. Es zeigt sich nun sofort die große Übereinstimmung zwischen meiner Fig. 72 und NEUHAUS' Fig. 6*a*. Abgesehen davon, daß das Objekt der letzteren nicht

genau frontal getroffen sein dürfte, da die gelb gezeichneten Zellen rechts andern Charakter zeigen als links, und daß die Längsachsen leider Schnitte miteinander einen kleinen Winkel bilden, so daß mein Schnitt hinten etwas tiefer geführt ist als der von NEUHAUS, findet sich noch eine geringe Abweichung im Alter des Objektes. Mein Objekt ist nämlich etwas jünger. Das zeigt sich in folgendem.

Vor den typischen Mitteldarmzellen zeichnet NEUHAUS zwei Zellen ein, von denen er die eine mit der Farbe des Entoderms, die andre mit einer Mischfarbe gibt, offenbar um zu bezeichnen, daß er über die Zugehörigkeit der Zellen zu entscheiden nicht gewillt ist. Die Kerne dieser beiden Zellen sind kleiner als die übrigen des Mitteldarmes und ohne deutlichen Nucleolus. An derselben Stelle finde ich nun auf etwas älteren Stadien als dem meiner Fig. 72 zugrunde liegenden stets zwei Paare von Zellen, von denen das eine dorsal und hinten dem andern auflagert. Diese vier Zellen sind in Fig. 72 noch nicht vorhanden, während die übrigen Zellen des Mitteldarmes sich an derselben Stelle wie später wiederfinden, sondern an ihrer Stelle treffen wir zwei Spindeln. Da nun die erwähnten vier Zellen durch geringere Größe und kleinere Kerne vor den übrigen Entodermzellen ausgezeichnet sind, glaube ich die beiden dorsaler gelegenen von ihnen in den beiden eben besprochenen Zellen aus dem Frontalschnitt 6*a* bei NEUHAUS wiedererkennen zu dürfen. Daraus folgt dann die größere Jugend des mir vorliegenden Objektes ohne weiteres.

Hinter den eben besprochenen zwei (bzw. vier) Zellen schließen sich zunächst zwölf weitere an. Alle sind etwa gleich groß mit gleich großen Nuclei, dann folgen noch vier Zellen, die auf jüngeren Stadien mehr als auf älteren sich von den vor ihnen gelegenen durch kleinere Kerne auszeichnen. Alle diese Kerne, besonders die mittleren, entsprechen der Beschreibung von NEUHAUS, nach der der »Kern der ruhenden Entodermzelle eine gleichmäßig feine Verteilung des Chromatins aufweist und einen starken Nucleolus« besitzt. Letzterer bleibt immerhin kleiner als der der Genitalzellen. Daß der Kern blaß ist, kann ich jedoch nicht anerkennen; ich finde allerdings hauptsächlich auf älteren Stadien nur einen höchst geringen Unterschied zwischen ihm und einem Genitalnucleus. Dagegen ist das Plasma der Mitteldarmzellen allerdings, besonders gegenüber den Genitalzellen, »durch geringe Färbbarkeit ausgezeichnet«.

Betreffend die Zellanordnung im Mitteldarm kann ich, wie Fig. 72

und 74 zeigen, NEUHAUS recht geben, wenn er dieselbe für junge Embryonen folgendermaßen beschreibt. Die Entodermzellen ordnen sich »in vier allerdings unregelmäßigen Reihen an, deren einzelne Glieder teilweise miteinander alternieren, man findet nämlich auf Querschnitten sowohl drei als auch vier und fünf Entodermzellen vor. Unterbrochen wird diese Anlage nur am Beginn des hinteren Körperdrittels an der Stelle, wo die Geschlechtszellen in die Gastrula eingesenkt sind. Dieselben verdrängen hier die ventralen Zellreihen...... In der hinter dieser Stelle gelegenen Region sind, wie Totalpräparate zeigen, nur zwei Zellreihen am Aufbau des Urdarmes beteiligt«. Immerhin muß ich betonen, daß sich die Vierreihigkeit, wie Fig. 74 zeigt, höchstens zwei Zellen weit nach hinten erstreckt. Wir denken jedoch die Zellanordnung präziser so darzustellen: Hinter der den Übergang vom Vorder- zum Mitteldarm vermittelnden Vierergruppe (vgl. das oben S. 41 Gesagte und Querschnitt Fig. 76) schließt sich der übrige Mitteldarm in Gestalt von zwei Zellreihen an, die symmetrisch liegen. Diese Doppelreihe trifft jedoch nicht gerade auf den Vorderdarm, sondern biegt sich etwas ventralwärts aus unter die erwähnte Vierergruppe. Wird nun dieser zweireihige Zellbogen in der Querrichtung des Tieres geschnitten, so versteht sich, daß auf manchen, vielleicht den meisten Schnitten, mehr als zwei Entodermkerne getroffen werden (vgl. Fig. 74). Natürlich ist darum die Darmanlage noch nicht mehr als zweireihig.

Auf diesen jungen Stadien erscheint der Mitteldarm noch »in der Längsrichtung zusammengestaucht«. Seine Zellen zeigen besonders im hinteren Teil im Vergleich zu ihrer Länge eine sehr bedeutende Breite und Höhe (Fig. 74). NEUHAUS hat sehr recht, wenn er betont, daß ein Urdarmlumen, wie es GOETTE beschreibt, sich nicht findet, dagegen trifft man einen deutlichen Raum seit ihrem Entstehen zwischen den bereits mehrfach erwähnten vier ersten Mitteldarmzellen.

Betreffend die Bedeutung dieser vier Zellen, dürfte ein Vergleich mit *Nematoxys* von Vorteil sein. Wir finden sie an der Stelle von dessen zwei ersten Mitteldarmzellen, und wenn wir annehmen, daß sie aus den diesen zwei homologen Elementen durch die in Fig. 72 dargestellte Teilung hervorgehen, so findet sich zwischen den übrigen Zellen beider Arten nach Zahl und Stellung zueinander und zu den Nachbarorganen völlige Übereinstimmung.

Auf dem vorliegenden Stadium mag noch auf den Raum hingewiesen sein, der sich stets deutlich zwischen Mitteldarm und Leibes-

wand findet, sowohl auf queren als auf sagittalen und frontalen Schnitten (vgl. Fig. 72—75 und bei NEUHAUS $6a^1$, 7, 13—15, 23).

Aus der eben beschriebenen Anlage geht nun der definitive Mitteldarm durch Streckung hervor. Etwas ältere Stadien als das der Fig. 73 — doch auch noch nicht so alte, zeigen das folgende deutlich —, lassen die Anordnung der einzelnen Zellen klarer erkennen. Die vordere ventrale Ausbiegung der Doppelreihe verschwindet, und letztere schließt sich direkt an die vordere Vierergruppe von Zellen mit kleineren Kernen an. Die Elemente der beiden symmetrischen Reihen zeigen nur eine Andeutung von alternierender Stellung, vielmehr stehen sich die zusammengehörigen Nuclei ungefähr gerade gegenüber. Erst auf älteren Stadien tritt das Alternieren mehr hervor. Die Darmanlage wird durch die Streckung freier von den Urgeschlechtszellen, und so treffen wir jetzt über diesen stets in jeder Reihe die vierte und fünfte Zelle (in der Gesamtheit also die siebente bis zehnte, beide Male abgesehen von der vorderen Vierergruppe). Diese Zellen sind denn auch stets dementsprechend dorsoventral niedriger, später auch deutlich länger als die übrigen (vgl. Fig. 69).

Auch für die spätesten intrauterinen Stadien hat NEUHAUS recht, wenn er sagt: »Mit zunehmender Größe des Körpers findet nicht etwa eine entsprechende Vermehrung der Entodermzellen statt, sondern dieselben rücken weiter auseinander, so daß zwei Reihen alternierend aufeinander folgender Zellen entstehen. Die Zellen springen bogenförmig gegen das Lumen vor, so daß das erst kurz vor dem Freiwerden der *Rhabditis* in die Erscheinung tretende Darmlumen einen geschlängelten Verlauf zeigt.« Hierzu möchte ich bemerken, daß das Lumen denn doch beträchtlich früher entsteht als NEUHAUS angibt. Schon auf dem Stadium, wo der Wurm beginnt den dritten Schenkel zu bilden, ist es als feiner Spalt zwischen beiden Entodermreihen sichtbar (vgl. Fig. 78). Ferner zeigt die Schlängelung einen sehr verschiedenen Charakter. Im ersten Falle entspricht sie völlig der bei *Cucullanus* beschriebenen gestreckten Zickzacklinie, wobei auf

[1] In bezug auf Fig. 6*b* bei NEUHAUS ist zu sagen, daß die vor den Urgeschlechtszellen bis zum Oesophagus gelegenen Elemente nur zum Teil vom dorsalen Schnitt in diesen herabragende Mitteldarmzellen sein dürften, zum andern Teil dagegen dem kleinzelligen ventralen Material zuzurechnen sind. Dagegen dürften die letzten in der Verlängerung des Mitteldarmes dunkelblau eingetragenen Blastomeren besser hellblau sein. Wenigstens ist es mir nie gelungen dorsal von den Mitteldarmzellen zwischen ihnen und den Ectodermzellen auf diesem Stadium andre Elemente aufzufinden.

jeden Zellkern ein Winkel kommt, etwa Fig. 69. Im zweiten Fall zeigt sich bedeutendere Schlängelung mit steileren Kurven, von denen manchmal bereits zwei auf eine Zelle kommen (Fig. 70). Im dritten Falle gewinnen wir den Eindruck, als ob die einzelnen Zellen mit oft verzweigten Zotten, von denen an jeder Zelle zwei große auffallen, in das Lumen vorsprängen. Wie jedoch der Schnitt Fig. 81 zeigt, handelt es sich in der Tat nicht um Zotten, sondern das noch immer in der transversalen Dimension viel ausgedehntere (bandförmige) Darmlumen schneidet aus den Zellen leistenartige Vorsprünge aus, die in der Seitenansicht das Bild von Zotten vortäuschen. Es läßt sich die starke Schlängelung des Lumens auch auf Querschnitten deutlich erkennen, vgl. Fig. 79 *c*. Mag auch der Contractionszustand des Wurmes von Bedeutung bei dieser Erscheinung sein, so spricht doch der Umstand, daß die kürzeren jungen Embryonen stets den geringsten Grad von Schlängelung zeigen, während man sie in den langen fast erwachsenen und erwachsenen Embryonen stets kräftig ausgebildet trifft, dafür, daß hier eine physiologische Einrichtung sich mit dem Heranreifen des jungen Organismus mehr und mehr vervollkommnet.

Der Kern der Mitteldarmzellen liegt auf diesem Stadium meist an der Basis der stärksten vorspringenden Leiste. Was seine feinere Struktur betrifft, so ist zu bemerken, daß er mit dem Heranreifen der Larve dunkler wird. Er ist auf Stadien wie Fig. 77 durch seine Färbung kaum von den Geschlechtskernen zu unterscheiden. Sein Nucleolus hat sich bedeutend vergrößert, wie ein Vergleich etwa von Fig. 80 und Fig. 74 oder 77 leicht erkennen läßt. Auch hierin besteht größte Ähnlichkeit mit den Genitalnuclei. Endlich hat sich auch das Plasma beider Zellarten in gleicher Richtung insofern verändert, als auch das der Mitteldarmzellen viel dunkler geworden ist. Immerhin erreicht es die Tinktionsfähigkeit der Geschlechtsanlage nicht annähernd, und der Unterschied junger und alter Stadien ist bei weitem nicht so groß wie bei *Nematoxys ornatus*.

Noch ein andrer Punkt unterscheidet das Plasma der Darmzellen von dem der Geschlechtsanlage. Während dieses sich wie auch beim erwachsenen Tiere der andern Generation stets völlig gleichmäßig färbt, läßt sich bei jenem eine gewisse Struktur erkennen. Wie bei allen Nematoden liegt der Kern der Mitteldarmzelle an der Wand nach der symmetrischen Zellreihe zu, etwa in ihrer Mitte. Von hier aus strahlen wie bei *Nematoxys* Stränge dunkleren Plasmas in die Zelle aus. Dieser Umstand ist insofern besonders günstig, als so auf

Schnitten die Stelle dunkelsten Plasmas den Ort bezeichnet, wo man das Darmlumen zu suchen hat, und dieses sich in der dunkeln Umgebung besonders gut abhebt.

Endlich ist noch eine Differenzierung zu erwähnen. An völlig erwachsenen Embryonen bemerkt man an der Innenseite der Darmzellen gegen das Lumen zu eine deutliche cuticulaartige Differenzierung, die auf dem Querschnitt als Ring das Lumen umgibt. Ob es sich hier um eine Cuticula, Stäbchensaum oder etwas andres handelt, konnte ich bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht ermitteln.

Endlich müssen wir noch, wie es unsre Gewohnheit ist, die Beziehungen des Mitteldarmes zur Leibeswand usw. erwähnen. Daß die Lage der einzelnen Zellen gegenüber der Genitalanlage noch dieselbe ist wie auf ganz jungen Stadien, lehrt Fig. 69. Im übrigen finden wir die entsprechenden Verhältnisse wie bei den übrigen Formen. Auf jungen Stadien liegt im Frontalschnitt, zwischen Mitteldarm und der großkernigen äußersten Zellenschicht jederseits noch eine kontinuierliche Reihe Zellen, sie fehlt hier auf älteren Stadien. Umgekehrt zeigt Fig. 74 für jüngere Stadien keine kleinen Kerne über dem Mitteldarm. Sie finden sich in etwas älteren Embryonen. Die Entstehung dieser Verhältnisse wird wie sonst im letzten Abschnitte ihre Erledigung finden.

Stomatodäum und Proctodäum.

Daß ich auch bei dieser Art Vorder- und Enddarm nicht bespreche erklärt sich aus der besonderen Schwierigkeit der Beobachtung an diesen Körpergegenden. Ich teile hier nur kurz mit, daß ich mich an einigen Embryonen überzeugt habe, daß auch bei ihnen im Vorderdarm die Kerne stets typisch dieselben sind.

Da mir jedoch eine Übereinstimmung mit den bei *Cucullanus* erhobenen Befunden nicht ins Auge sprang, würde bei eingehenderer Besprechung ein Vergleich beider Arten wünschenswert gewesen sein, was wiederum eine genaue Untersuchung des Nematodenoesophagus überhaupt vernotwendigt hätte. An diese möchte ich aber meine Zeit nicht wenden, da bereits andre Forscher uns eine eingehende Besprechung dieses Organs verheißen haben.

Ectoderm und Mesoderm.

Die Bildung der Leibeswand spielt sich wie bei den andern Nematoden ab. Fig. 65 zeigt die sechs Dorsalreihen, immerhin in schon recht geschwollenem Zustand an einem Totalpräparat. Die Bildung

der unpaaren Mittelreihe, die genau wie bei *Cucullanus* und *Nematoxys* verläuft, zeigen Fig. 66 und 67, und zwar Fig. 66 ein Stadium, in dem alle Kerne mediodorsal liegen. Wir erkennen, daß dieser Vorgang hinten eher sich vollzieht als vorn. So würden wir auch an einem wenig älteren Stadium hinten die Kerne fast an ihren Platz gelangt sehen, dagegen vor der kleinen Zelle *b* und *β* noch in der Rückenmitte. Erst Fig. 67 zeigt auch die drei nächstvorderen Nuclei an ihren definitiven Ort verschoben. Wir sehen hier auch noch die andern vier Reihen, wenigstens teilweise und erkennen, wie die ursprünglich seitlich gelegenen mehr und mehr nach abwärts rücken. Bei wenig älteren Embryonen ist dann die Ventralreihe vom Rücken aus nicht mehr sichtbar.

Interessant ist es auf diesen Figuren die Verhältnisse im vorderen Körperteil zu verfolgen. Wenn auch nicht so deutlich wie bei *Nematoxys* so sehen wir doch auch hier besonders vorn die großen Zellen nicht in geschlossenen Reihen auftreten, sondern erst nach und nach, andre Elemente in die Tiefe drängend, sich zu einheitlicher Schicht zusammenfügen. Sind dann endlich auch die ventralen Zellen beider Seiten zur Berührung gelangt, so ist dieser Vorgang abgeschlossen, und ein wenig älteres Stadium zeigt uns in der Seitenansicht bereits die gewohnten Verhältnisse und beiderseits schon die kleinzelligen Reihen (Fig. 68).

Betrachten wir die Schnitte, so illustrieren auch diese den ganzen Vorgang mit größter Deutlichkeit. In Fig. 75 ist die Verschmelzung der Mittelreihen bereits vollendet, dagegen die ventrale kleinzellige Rinne noch deutlich erhalten. Über ihren obersten Elementen treffen wir die Kerne der Dorsalreihe. Etwas jüngere Verhältnisse zeigt uns in dieser Beziehung noch Fig. 72, in der der Dorsalkern fast in der Mitte seines Feldes liegt, also sich gerade auf der Überwanderung befindet. Die Zellen der Ventralreihen liegen noch weit auseinander, das kleinzellige Material der Bauchseite daher noch frei zutage. Die Figurenfolge 75—78 zeigt nun einerseits deutlich die Annäherung der Ventralzellen aneinander und ihren endlichen Zusammenschluß, anderseits die Ablösung der dorsalen kleinzelligen Streifen von der ventralen Rinne und das Überwandern der großen Dorsalkerne in die Seitenfelder. Da dieser Vorgang schon dreimal mehr oder weniger ausführlich besprochen wurde, verzichten wir hier wohl auf eine genaue Erörterung und beschränken uns auf eine kurze Figurenerklärung, der wir einige kurze Anmerkungen zu der Neuhausschen Arbeit anschließen werden.

Fig. 75 und 76 sind Schnitte durch die Gegend vor den Geschlechtszellen und zwar Fig. 76 durch die vorderste (Vierer-) Gruppe des Mitteldarmes. Die andern Querschnitte sind durch die Genitalregion geführt. Auch die Frontal- und Sagittalschnitte zeigen uns die gewohnten Bilder. Schnitt 72 von einem jungen Embryo läßt jederseits vom Darm noch die Reihe der kleinen Zellen erkennen, den seitlichen Teil der kleinzelligen Rinne. Später sind diese Zellen nach oben gestiegen. So fehlen sie dann auf Schnitt 73 zwischen Mitteldarm und Leibeswand. Die Figur stellt einen Schnitt durch den vorderen Teil eines Stadium II dar, der frontal von oberhalb der Mundöffnung etwas schräg nach hinten unten geführt ist. Er verläuft dementsprechend vorn mehr dorsal durch den Darm (durch das obere Zellpaar der Vierergruppe), in der Mitte mehr ventral.

Genau dem Gesagten entsprechend zeigt Fig. 74 als Sagittalschnitt durch ein junges Stadium überhaupt keine Kerne über den Mitteldarmzellen, wie das unserm Befund an den andern Arten ja auch durchaus entspricht. Entsprechende Schnitte durch ältere Stadien würden über dem Mitteldarm die kleinen Zellen der Muskelbänder aufweisen.

Gehen wir nun zu Neuhaus. Wir haben zunächst die Querschnitte Fig. 5*b*, 5*c* und 8 zu besprechen als Schnitte durch den entodermhaltigen, mittleren Körperteil. Bei Fig. 5 als einem sehr jungen Stadium haben wir noch sechs Reihen großer dorsaler Zellen, wie dies besonders in 5*c* deutlich hervortritt. Schon die Gesamtform des Schnittes zeigt, daß er nicht genau quer geraten ist. Das beweist in Fig. 5*b* auch die Entomerenzahl im Vergleich mit Fig. 7. Es ist daher nicht wunderbar daß in Fig. 5*b* die großen Ectodermzellen in der Zahl von acht getroffen sind. In Fig. 8 sehen wir wieder deutlich, daß die dorsalen Zellen größer sind. Auch dies zeigt als junges Stadium noch die paarige Dorsalreihe und die unaufgelöste kleinzellige Rinne. Über Fig. 6*a* im Vergleich mit unsrer Fig. 72 brauche ich wohl nichts mehr zu sagen. Daß unten schon kleinzelliges Material getroffen ist, dürfte an der Schnittrichtung liegen. Übrigens sind auch die Kerne der ventralen Rinne ihrer Größe nach vor ihrer letzten Teilung, wie ja auch teilweise in unsrer Fig. 72. Dagegen habe ich gegen die Farbengebung in Fig. 6*b* doch große Bedenken. Nach der Beschreibung, die wir oben von der Mitteldarmanlage gegeben haben, ist es ausgeschlossen, daß die hellblau dargestellten Zellen entodermal sind. Sie gehören größtenteils der Rinne an, wären also zum Teil dunkelblau, größtenteils sogar gelb zu geben.

Fig. 7 zeigt ein sehr junges Stadium, jünger als unsre Fig. 74. Dementsprechend sind die Dorsalreihen noch nicht ausgewandert und man sieht deutlich, daß die Differenzierung der großen Zellreihen hinten zuerst am stärksten ist. Die dunkelblaue Einzeichnung der Elemente unter dem Mitteldarm entspricht unsrer Auffassung nicht. Die Fig. 13, 14 und 15 sind optische Schnitte. 14 und 15 machen uns auch keine Schwierigkeit. Wir sehen hier deutlich die Muskelkerne dorsal vom Darm gelegen, wenn auch nicht alle eingezeichnet sind. In Fig. 14 sehen wir weniger Muskelkerne, wohl weil bei dem jüngeren Stadium die Kerne eben noch nicht so weit medianwärts verschoben sind, um in einem Sagittalschnitt durch das Entoderm alle sichtbar zu werden. Fig. 13 dagegen macht mir Schwierigkeit; denn wenn auch die stark zweireihige Anordnung der Mitteldarmzellen, bei einem so jugendlichen Stadium für einen beträchtlichen Einschlag frontaler Richtung spricht, so genügt das doch nicht um das Bild zu erklären.

Die Auffassung aller dieser Figuren ist jedoch eine völlig von der unsrigen abweichende. Die großen Ectodermkerne sind offenbar übersehen, die kleinen Kerne aber als solche gedeutet worden. Daher überrascht uns denn nachher auch mit einem Male die Muskulatur, ohne daß wir recht wissen, wo sie eigentlich herkommt, wenigstens im mittleren Körperteil, dem offenbar keiner der den Fig. 18 bis 24*b* zugrunde liegenden Schnitte angehört. So sind auch in Fig. 27 die schmalen langgestreckten Kerne nicht als Muskelkerne gedeutet, sondern als degenerierende Ectodermkerne.

Zellanordnung im Ectoderm.

Nach diesem Exkurs wenden wir uns wieder der näheren Zellanordnung zu und beginnen mit den Längslinien Fig. 68. Die Verhältnisse liegen hier fast genau wie bei den andern bisher beschriebenen Formen. Wir finden drei Kernreihen. In den beiden lateralen und ventralen liegen die Kerne symmetrisch, in der Dorsalreihe alternierend. Dadurch haben wir wieder eine Seite auf der die Kerne der Dorsalreihe über denen der Ventralreihe und eine wo sie über denen der Lateralreihe stehen (also Schema *a* und *b* wie bei *Cucullanus*). Ersteres ist stets auf der linken, letzteres auf der rechten Seite der Fall. Allerdings sind diese Verhältnisse auch hier wieder nicht so deutlich, da die Dorsalkerne nicht in der Mitte der seitlichen Zellgrenze liegen. Bezeichnen wir nun wieder die vorderste Lateralzelle als l_{10}, so treffen wir zwischen l_5 und $_6$ einen kleinen Kern,

hinter l_1 findet sich dann eine Lücke, wo wir wie bei *Nematoxys* die Zelle l_0 der *Cucullanus*-Larve vermissen. Endlich findet sich dicht vor dem Schwanzende noch eine paarige Lateralzelle. In den Ventralreihen liegen jederseits die Kerne g_{10-8} medioventral ziemlich dicht hintereinander. Dann folgen die Zellen g_{7-0} jede hinter der gleichzifferigen Lateralzelle gelegen, nur natürlich g_0 nicht, da wir l_0 vermissen. Auch in der Dorsalreihe finden wir Abweichung von *Cucullanus* und Übereinstimmung mit *Pseudalius* und *Nematoxys*. Es liegen nämlich nur die ersten sieben Kerne mediodorsal, Kern 20 bis 14. Der erste im Seitenfelde gelegene Dorsalkern ist also d_{13} und zwar liegt er rechts wie alle d-Kerne mit ungeradem Index, während die Kerne mit geradem Index sich über den Ventralkernen, also links finden[1]. Über dem kleinen Kern β liegt also d_{10}, wie bei allen andern Formen. Die sieben vordersten Kerne liegen nun auch auf ihrer Strecke nicht gleichmäßig verteilt, sondern der erste liegt unmittelbar an der Mundöffnung bei jungen Stadien. Es folgen dann nach einer kurzen Lücke dicht gedrängt die nächsten vier, so daß es oft selbst mit starken Vergrößerungen schwer ist sie alle zu erkennen. Dann treffen wir eine auffallende Lücke und nun folgen noch zwei mediodorsale Kerne, die zwar auch einander nahe stehen, jedoch ohne irgend wie den Eindruck bedrängenden Raummangels zu machen. Dieselbe Kernanordnung kann man ja auch bei *Nematoxys* und *Cucullanus* (Fig. 13) finden und hier wie dort bleibt sie durch alle Stadien erhalten. Hinter der 22. Dorsalzelle d_{-1} und den Zellen g_0, γ_0, l_{-1} und λ_{-1} bilden wieder vier unpaare Zellen den Abschluß.

Auch die Beziehungen der inneren Organe zum Ectoderm sind insofern dieselben, als sich die Afteröffnung zwischen g_1 und γ_1 findet. Die heranwachsende Geschlechtsanlage breitet sich natürlich später zwischen mehrere Ectodermzellen aus.

Die Kerne der Seitenfelder gehören auch hier zu den größten des Embryo, trotz der Mitteldarm- und Geschlechtskerne. Dabei sind

[1] Dies Gesetz, daß die Dorsalkerne mit geradem Index links, die mit ungeradem rechts stehen, habe ich fast überall bestätigt gefunden. Dagegen war die Stellung der letzteren über den Lateralkernen und die der ersteren über deren Zwischenräumen oft undeutlich, schien sogar manchmal bei *Nematoxys* dem umgekehrten Verhalten Platz zu machen (vgl. Fig. 57*a*). Doch muß ich bemerken, daß bei der Undeutlichkeit der Zellgrenzen wohl ein Fehler untergelaufen sein kann, daß die Zellgrenzen möglicherweise weit schräger nach vorn unten verlaufen. Immerhin erscheint mir auch die Lage der Dorsal- zu den Lateral- und Ventralkernen, wie sie oben angegeben wurde, die normale zu sein. Über die vorkommenden Varietäten siehe unten.

aber wieder wie bei *Nematoxys* die Kerne der Lateralreihe beträchtlich größer als die der Dorsal- und Ventralreihen, die untereinander gleich sind. In den Kernen finden sich sehr große Nucleoli. Das Chromatin ist fein verteilt. In den Zellen findet sich das Plasma in der Nähe der Kerne verdichtet, genau wie bei *Cucullanus*.

Was nun die Muskulatur betrifft, so sehen wir mit der Streckung der einzelnen Elemente ein Aufstreben peripheriewärts Hand in Hand gehen (vgl. die Schnitte). Es bilden sich dieselben vier Bänder aus wie bei allen bisher beschriebenen Nematoden und in denselben können wir genau wie bei *Pseudalius* und *Nematoxys* die meromyare Anordnung deutlich erkennen. Dieselbe stimmt sogar in allen Einzelheiten mit der jener beiden Formen überein, wie sie bei *Nematoxys* eingehend geschildert wurde.

Die Kerne sind kleiner als die der großen Zellen, mit deutlichem Nucleolus versehen und meist auf späteren Stadien entsprechend der Längsachse des Tieres gestreckt.

Auf den Schnittbildern können wir, da ich auch hier keine vollständige Serie gebe, uns nur davon überzeugen, daß die Zellanordnung in ihren Grundzügen dieselbe bleibt wie auf jüngeren Stadien. Wir finden nur dieselben Abweichungen wie bei den übrigen Formen, die deutlichere Isolierung der einzelnen Organe und die durch die Streckung bedingte relative Kernarmut der Schnitte. So zeigen uns die Schnitte Fig. 79 auf dem ersten Schnitt zwei Dorsalkerne und einen angeschnittenen Lateralkern, auf dem zweiten den Hauptteil des letztgenannten Nucleus und erst auf dem dritten den gegenüberliegenden Lateralkern und zwei Ventralkerne sowie wieder einen Dorsalkern. Auch treffen wir nicht in jedem Muskelfeld auf jedem Schnitt einen Kern und gar im Mitteldarm nur einen einzigen Nucleus auf der ganzen Strecke. Unter dem Mitteldarm finden wir hier den Anfang der Genitalanlage.

Fassen wir die Tatsachen, die jetzt ermittelt sind, noch einmal zusammen und zwar

1) das von andern und uns über die Furchung Ermittelte.

a) Die Furchung stimmt bei allen bisher daraufhin untersuchten Nematoden bis ins Detail überein.

b) Unter den Blastomeren lassen sich schon sehr früh organbildende Bezirke oder Zellen erkennen und zwar bereits vom achtzelligen Stadium an.

c) Die Furchung führt zur Bildung eines Zellmaterials von etwa 450—500 Elementen. Es folgt dann eine Pause, in der Zellteilungen kaum wahrgenommen werden.

d) Durch Umlagerung (Gastrulation der Autoren), die während oder erst nach der Furchung sich vollziehen kann, wird dies Material so angeordnet, daß die Darmanlage von der äußersten Zellschicht noch durch eine dorsal offene ebenfalls einschichtige Zellrinne getrennt wird.

2) Über die Organogenese konnten wir das Folgende ermitteln.

a) Es geht das definitive Epithel der Körperoberfläche nur aus sechs Längsreihen von Zellen hervor, die im mittleren und hinteren Teil des Dorsum gelegen sind. Eine Zellvermehrung findet dabei nicht statt.

b) Die Zellkörper und Kerne dieser Zellen rücken in die Längslinien, besonders in die Seitenfelder.

c) Außer den ventralen und vordersten Zellen der ursprünglichen äußeren Körperbedeckung werden bei der Ausbildung des definitiven Epithels noch einzelne Zellen in die Tiefe verschoben, die dem Bereiche der epithelbildenden Zellen angehören.

d) Aus den beiden seitlichen Teilen der Rinne differenzieren sich die vier Muskelbänder, dabei steigen die dorsalen unter den Epithelkernen hindurch auf den Darm. Die Anordnung der Muskulatur der jungen Larve ist meromyar.

3) Es zeigt sich eine hochgradig determinierte Entwicklung.

a) Es entsteht eine Larve, die in allen bisher untersuchten Organen die Zellen in für alle Individuen genau gleicher Zahl und Anordnung zeigt.

b) Diese Anordnung stimmt in einigen Organen auch bei verschiedenen Arten annähernd überein.

Rostock, im Juli 1906.

Literaturverzeichnis

gebe ich hier nicht (vgl. das des I. Teiles, Bd. LXXXI), ein ausführlicheres wird am Schlusse des embryologischen Teiles folgen.

Erklärung der Abbildungen.

Bezüglich der Zeichenerklärung siehe den ersten Teil der Arbeit Bd. LXXXI.

Tafel I.

[illegible] minor. Vergr. [illegible]

Fig. 35 u. 36 Sublimat-Alaunkarmin. Fig. 37—49 Sublimat-Hämalaun.

Fig. 35. Die Kerne der Leibeswand im mittleren Teile eines jungen Embryo, a von links [illegible], b von rechts. Die medialen Kerne jedes Muskelfeldes und die Kerne der ventralen Mittelreihe sind nur mit dem Kontur gegeben. Eingetragen sind ferner die Dorsal- und Ventralkerne des Vorderendes in a. In a und b die Ektodermkerne des Hinterendes. In a ausgepunktiert die Zellen und Kerne der linken Mitteldarmreihe und die linke Urgeschlechtszelle.

Fig. 36. Kerne der Leibeswand im mittleren und hinteren Körperteil vom Rücken. Von den Ektodermkernen sind die der Dorsalreihen voll eingezeichnet, in denen der Lateralreihen ist nur das [illegible] Chromatin eingezeichnet, von den Ventralkernen ist nur der Kontur gegeben.

Fig. 37. Sagittalschnitt durch ein der Fig. 35 entsprechendes Stadium.

Fig. 38. Frontalschnitt durch ein ganz junges Stadium.

Fig. 39. Frontalschnitt durch den mittleren Körperteil eines etwa Fig. 35 entsprechenden Embryo.

Fig. 40. Sagittalschnitt durch einen Embryo, der mit Fig. 38 im Alter übereinstimmt.

Fig. 41. Frontalschnitt Tangentialschnitt durch die Stelle stärkster Krümmung eines im Alter Fig. 36 entsprechenden Embryo.

Fig. 42. Querschnitt durch ein jüngeres Stadium als das der Fig. 38. Die punktierten Kerne liegen in andrer optischer Ebene.

Fig. 43. Querschnitt durch ein mit Fig. 38 gleichalteriges Stadium, die punktiert gegebenen Kerne liegen in andrer optischer Ebene als die ausgeführten.

Fig. 44. Querschnitt durch die Gegend der Urgeschlechtszellen eines wenig älteren Stadiums.

Fig. 45. Querschnitt durch einen Embryo vor Vereinigung der Ventralreihen.

Fig. 46. Querschnitt durch ein wenig älteres Stadium (etwas jünger als das der Fig. 35).

Fig. 47. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo als der Fig. 35 (Stadium II). *a*, Schnitt durch die Urgeschlechtszellen; *b*, Schnitt durch die Excretionszelle.

Fig. 48. Querschnitt durch ein Stadium III.

Fig. 49. Querschnitt durch ein Stadium IV. *a*, sämtliche in einen Schnitt fallende Bilder; *b*, Schnitt durch die Urgeschlechtszellen.

Cucullanus elegans, Fig. 50 u. 51. Vergr. 1100/1.

Fig. 50. Embryo von der Rückseite nach der IX. Hauptfurchung vor Beginn der X. Essigsäure, Alaunkarmin.

Fig. 51*a*. Embryo während der X. Hauptfurchung (Beginn). Ebenso.

Fig. 51*b*. Embryo gegen Ende der X. Hauptfurchung. Ebenso.

Tafel II.

Nematoxys ornatus, Fig. 52—64. Vergr. 420/1.
Sublimat, Hämalaun.
Fig. 52—58 Totalpräparate.

Fig. 52. Embryo im ersten Beginn der Verschmelzung der Dorsalreihen. Spiegelbild der Dorsalansicht, rot Kerne der Unterseite, die zu den Dorsalreihen gehören.

Fig. 53. Die gleiche Ansicht eines wenig älteren Stadium.

Fig. 54. Spiegelbild der Rückseite eines Embryo bei fast vollzogener Vereinigung der Dorsalreihen.

Fig. 55. Ein gleiches Stadium von der rechten Seite.

Fig. 56. Embryo bei fast beendeter Umwachsung des kleinzelligen Materials durch die großen Zellen. Dorsalansicht spiegelbildlich. Ein Frontalschnitt ist rot eingetragen.

Fig. 57*a*. Die Kerne der Leibeswand eines Embryo nach Vollendung der Umwachsung. Die Kerne der rechten Seite sind rot eingetragen. Die Muskelkerne des Vorderendes und des rechten subventralen Streifens sind nicht gezeichnet, ebensowenig die Kerne des Ectoderms auf der rechten Seite des Schwanzes. Fig. 57*b*. Optischer Medianschnitt durch dasselbe Objekt. Im Vorderende sind die Organe nur angedeutet.

Fig. 58. Embryo des Stadium II. Kerne der rechten Seite der Leibeswand. Die Kerne des ventralen Muskelfeldes sind nicht eingetragen. Im dorsalen sind die Muskelkerne der medialen Zellreihe nur mit der Kontur wiedergegeben.

Fig. 59—64 Schnitte.

Fig. 59. Medianschnitt durch ein etwa mit Fig. 53 gleichalteriges Stadium. Alle Kerne des Mitteldarmes sind in den Schnitt projiziert. Die Kerne der inneren Organe im Vorderende halb schematisch.

Fig. 60. Frontalschnitt durch die Gegend der Urgeschlechtszellen bei einem etwa gleichalterigen Embryo. Unten ist eine ventrale Region des Vorderendes mit getroffen.

Fig. 61. Querschnitt durch ein etwa Fig. 56 entsprechendes Stadium. Gegend der Urgeschlechtszellen.

Fig. 62. Querschnitt durch ein fast mit Fig. 58 gleichalteriges Stadium.

Fig. 63. Querschnitt durch einen Embryo, der sich zum drittenmal einzukrümmen beginnt.

Fig. 64. Querschnitt durch ein Stadium IV. Alle vier Durchschnitte. Reihenfolge von vorn nach hinten wie die Größe.

Fig. 82 siehe unter Tafel III.

Tafel III.

Rhabdonema nigrovenosum. Vergr. 680/1.
Sublimat, Hämalaun.

Fig. 65—71 Totalpräparate.

Fig. 65. Embryo vor Beginn der Verschmelzung der Dorsalreihen vom Rücken.

Fig. 66. Gleiche Ansicht eines Embryo während dieses Vorganges.

Fig. 67. Spiegelbild der Dorsalansicht eines Embryo nach fast beendigtem Vorgang der Umwachsung.

Fig. 68. Etwas älterer Embryo von der rechten Seite. Kerne der Leibeswand (die der linken Seite rot). Von den Muskelkernen sind nur die des rechten dorsalen Bandes hinter dem Vorderende eingetragen. Im Vorderende sind die Ectodermkerne der linken Seite weggelassen. Die Muskelkerne der medialen Zellreihe sind nur mit der Kontur gezeichnet.

Fig. 69. Sämtliche Kerne des Mitteldarmes bei einem Embryo, der bereits frei im Uterus war. Seitenansicht.

Fig. 70, 71. Das Darmlumen zweier ausgewachsener Embryonen von der Seite.

Fig. 72—81 Schnitte.

Fig. 72. Frontalschnitt durch den Mitteldarm eines Embryo, der mit dem Objekt der Fig. 66 etwa gleichaltrig war.

Fig. 73. Gleicher Schnitt, besonders durch das Hinterende eines etwa mit Fig. 68 gleichalterigen Embryo.

Fig. 74. Fast medianer Schnitt. Embryo etwas älter als der der Fig. 72.

Fig. 75. Querschnitt eines etwa gleichalterigen Embryo.

Fig. 76. Querschnitt durch das Vorderende des Mitteldarmes bei einem etwas älteren Objekt.

Fig. 77. Querschnitt eines Embryo, der etwas älter als der der Fig. 68.

Fig. 78. Querschnitt eines Stadium II/III.

Fig. 79, 80. Drei aufeinander folgende Querschnitte fast erwachsener Embryonen.

Fig. 81. Frontalschnitt durch den Mitteldarm eines erwachsenen Embryo.

Fig. 82. Des Raumes halber auf Tafel II untergebracht. Reife Embryonen in gleicher Vergrößerung. *a. Cucullanus elegans*, *b*, *c*, *Pseudalius minor*, *d*, *Nematoxys ornatus*, *e*, *Rhabdonema nigrovenosum*.

Die Entwicklung der Ringelnatter (Tropidonotus natrix Boie) nach Ausbildung der Falterform bis zur Erhebung des Proamnios.

Von

Theodor Viefhaus.

(Aus dem anat. und zool. Institut der Königl. Univ. Münster i. W.)

Mit Tafel IV—VI und 3 Figuren im Text.

A. Technische Behandlung des Materials und Untersuchungsmethode.

Die vorliegende Abhandlung wurde auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ ausgearbeitet als Fortführung seiner Untersuchungen über die Gastrulation bei der Ringelnatter[1]. Es stand mir dazu durch die Güte des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ ein sehr vollständiges und reichhaltiges Embryonenmaterial zur Verfügung, welches von ihm selbst in Greifswald gesammelt und präpariert worden war. Über die Methode der Fixierung und Konservierung des Materials macht er in seiner zitierten Abhandlung im wesentlichen folgende Mitteilungen.

Die Nattern wurden lebend und frisch gefangen in sein Greifswalder Laboratorium gebracht und gleich nach Empfang mit Chloroform abgetötet. Dann wurden sofort die Eier herausgeschnitten und teils in Eisessigsublimatlösung, teils in ZENKERscher Flüssigkeit fixiert. Nach etwa 12—24 Stunden wurden von ihm die erweichten Eischalen entfernt, die Keimscheiben freipräpariert und vom Ei abgelöst. Darauf kamen die Keimhäute zum Härten in Alkohol von allmählich ansteigender Konzentration. Um die äußerst zarten und leicht einreißenden Embryonen ungefährdet nach Münster transportieren zu können, wurden sie einzeln in Celloidin eingebettet und die einzelnen

[1] E. BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* Boie) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

Celloidinblöcke sorgfältig mit Watte in weithalsigen Flaschen in 80 %igem Alkohol verpackt.

In diesem Zustande erhielt ich das Material zur weiteren Präparation.

Alle Untersuchungen und Präparationen wurden im zoologischen Institut der Kgl. Universität zu Münster vorgenommen unter der Leitung und mit Unterstützung des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ.

Zunächst mußten die Embryonen von dem Celloidin befreit werden. Zu diesem Zwecke wurden sie in eine Flüssigkeit gebracht, die aus gleichen Teilen Äther und absolutem Alkohol bestand. Nachdem der Ätheralkohol einigemal erneuert worden war und mehrere Tage eingewirkt hatte, kam das Material in Jodalkohol, um es von den Sublimatniederschlägen zu befreien.

Es sei an dieser Stelle von vornherein bemerkt, daß nach ihrer Befreiung aus der Celloidineinbettung die Embryonen mit der größten Behutsamkeit behandelt werden mußten. So wurde jedesmal, wenn die Behandlung des Materials mit einer neuen Flüssigkeit nötig war, die alte Flüssigkeit mittels einer kleinen Glasspritze abgesogen und dann die neue Flüssigkeit vorsichtig aufgegossen. Auch wurden die Schalen mit den Embryonen möglichst vor Bewegung und Erschütterung bewahrt, um zu verhüten, daß die empfindlichen Keimscheiben durch Reibung und gegenseitigen Druck Schaden nahmen. Selbstverständlich war das Material auf mehrere größere Schalen verteilt, so daß die Keimscheiben niemals übereinander lagen. Wenn trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln noch hier und da infolge der nicht ganz zu umgehenden Erschütterung der Schalen und besonders infolge der bei den späteren Untersuchungen notwendigen Berührung der Embryonen mit Spatel und Pinsel geringe Beschädigungen und Risse vorkamen, so erklärt sich das durch die außerordentlichen Zartheit und Empfindlichkeit der Keimhäute dieser Stadien.

Nachdem das Material mehrere Tage in Jodalkohol gelegen hatte, wurden die dieser Abhandlung zugrunde liegenden Embryonen herausgesucht, in besondere Schalen gebracht und dort in 70—80 %igem Alkohol aufbewahrt. Diese Durchsuchung des sehr reichhaltigen Materials — es bestand aus mehreren Hundert Embryonen — wurde wiederholt sowohl makroskopisch als auch mit der Lupe vorgenommen, damit ich nur ja keines von diesen seltenen Stadien übersah. So kamen als Material zu der vorliegenden Abhandlung etwa 30 Stadien zusammen, von denen allerdings noch einzelne etwas beschädigte oder wenig instruktive Exemplare ausschieden.

In Anbetracht der kurzen Dauer dieser Stadien — es sind ja Übergangsstadien von der Falterform zu den Stadien mit ausgebildeter Medullarfurche — und ihrer dadurch bedingten Seltenheit kann dieses Material von 28 Keimhäuten als sehr reichhaltig bezeichnet werden.

Zunächst untersuchte ich nun die einzelnen Embryonen in ungefärbtem Zustande auf dunkler Unterlage in Alkohol mit der Leitzschen Präparierlupe, Vergr. 20, und zwar bei günstigem Tageslicht, da dasselbe im Gegensatz zu dem grellen Auerlicht die zarte Plastik der Embryonen am schönsten hervortreten läßt. Dabei zeichnete ich von den am meisten instruktiven Formen 22 Flächenbilder, darunter vier Unterseitenbilder (vgl. die Tafeln). Darauf färbte ich die Embryonen einzeln mit alkoholischem Boraxkarmin behandelte sie mit schwachem Salzsäurealkohol und untersuchte sie nochmals genau mit der Lupe. Beidiesem Studium der gefärbten Embryonen zeigten sich manche Einzelheiten deutlicher als an den ungefärbten Stadien, während andre wiederum mehr zurücktraten. In einem ausführlichen Protokoll wurden alle durch diese Untersuchung der Flächenbilder gewonnenen Resultate genau fixiert.

Die als Flächenbilder gezeichneten Stadien bettete ich alsdann in Paraffin von 52° Schmelzpunkt ein und zerlegte sie mit dem Schanzeschen Mikrotom in Serien. Die einzelnen Serienschnitte wurden mit Eiweißglyzerinlösung aufgeklebt und in Balsam eingeschlossen. Ich verfuhr dabei genau nach den ausführlichen Anweisungen, wie sie Ballowitz in seiner Monographie der Kreuzotter als für embryologische Untersuchungen am zuverlässigsten gibt[1]. Die Schnittdicke betrug überall 15 μ. Die Serien wurden mit schwacher und stärkerer Vergrößerung mikroskopisch untersucht und die instruktivsten Schnitte mit dem Zeissschen Zeichenapparat genau nach dem Objekt bei etwa hundertfacher Vergrößerung gezeichnet und in den Umrissen als verkleinerte Textfiguren beigegeben. Die übrigen Embryonen, welche Dubletten der gezeichneten darstellen, verarbeitete ich zu Flächenpräparaten und schloß sie in Kanadabalsam ein. Die Untersuchung derselben bei durchfallendem Lichte ergänzte die Befunde bei der Untersuchung der ungefärbten Stadien in auffallendem Lichte.

B. Untersuchung der Embryonen im Flächen- und Schnittbilde.

Bei dem Bestreben, die Embryonen nach ihrem Alter und ihrer dadurch bedingten Ausbildungsstufe zu ordnen und in Gruppen

[1] E. Ballowitz, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). Jena 1903, Teil I, S. 21 und 22.

sammenzufassen, treten mancherlei Schwierigkeiten zutage. Zunächst ist dabei mit sehr häufigen und in der mannigfachsten Weise auftretenden individuellen Variationen zu rechnen. Um einige Beispiele anzuführen, sei nur auf die Breite der Urmundeinsenkung, die Länge der Primitivrinne, die Tiefe und Breite der Rückenfurche und die Gestaltung des vorderen Embryonalrandes hingewiesen, wo überall solche individuellen Variationen schon bei oberflächlicher Betrachtung der Flächenbilder in die Augen springen. Dazu kommt noch, daß manche Stadien in ihren einzelnen Teilen auf einer ganz verschieden weit vorgeschrittenen Entwicklungsstufe stehen. In dieser Beziehung findet sich besonders zwischen dem vorderen und dem hinteren Teile der Embryonalanlage nicht selten ein merklicher Unterschied. Manchmal zeigt sich die vordere Region des Embryos weiter ausgebildet, während seine hintere Partie noch zurückgeblieben ist, und in andern Fällen tritt das Umgekehrte in die Erscheinung. So wären z. B. die Embryonen der Fig. 4 und besonders der Fig. 3 nach dem ganzen Gepräge ihrer Urmundgegend wohl noch zu den eigentlichen Falterstadien zu rechnen, wogegen ihre Rückenfurche und die vordere Partie ohne Zweifel schon eine weiter vorgeschrittene Entwicklung zeigen. Ebenso weist der Embryo der Fig. 10 in seinem vorderen Teile und der Rückenfurche große Ähnlichkeit mit der Fig. 4 auf; aber die vorgeschrittene Ausbildung seiner Primitivrinne und seines Primitivhöckers, verbunden mit dem Schwunde der ehemaligen Prostomgegend und der Verschmälerung der ganzen Anlage, verschaffen ihm erst den etwa sechsten Platz hinter dem Embryo der Fig. 4.

Auf diese Weise war eine Einteilung des Materials auf Grund der Ausgestaltung der Primitivregion oder der Rückenfurche nicht angängig. Abgesehen von den individuellen Variationserscheinungen entwickelt sich die Primitivrinne von ihren ersten Anfängen auf dem Embryo der Fig. 2 bis zu ihrer typischen Ausbildung bei den letzten untersuchten Embryonen ganz successive weiter, ohne ein charakteristisches Orientierungsstadium zu bieten. Und die Umwandlung der Rückenfurche in die Medullarfurche geht so allmählich vor sich, daß auch hier sich ein bestimmtes Grenzstadium nicht ausfindig machen ließ. So wurde dann schließlich auf Grund der Ausbildung der Gehirnhöckerplatte und besonders ihres vorderen Randes eine Einteilung des Materials in die beiden folgenden Gruppen gewählt.

I. Die unmittelbar an die Ballowitzsche Falterform sich anschließenden Stadien vor dem Auftreten der präcerebralen Furche und der Einsenkung der Gehirnhöckerplatte.

Die ersten der dieser Abhandlung zugrunde liegenden Stadien zeigen mehr oder weniger noch Merkmale der von BALLOWITZ gekennzeichneten Falterform[1]. Diese Gruppe umfaßt elf Embryonen, von denen die am meisten charakteristischen in den Fig. 1—8 zur Darstellung gebracht sind.

Sie erscheinen meistens vorn breiter als hinten, oft allerdings nur sehr wenig. Die Fig. 5 und 7 geben zwei Embryonen wieder, welche vorn und hinten annähernd gleich breit sind. In der Mitte erscheinen diese beiden Stadien merklich eingeengt.

Ich werde nun zunächst die vordere Region, auf die es bei diesen Stadien nicht so sehr ankommt, im Flächen- und Schnittbilde beschreiben. In dieser vorderen Partie stimmen die Embryonen dieser Gruppe im wesentlichen überein. Daran soll sich weiter unten die Besprechung der ungleich wichtigeren hinteren Region anschließen, ebenfalls zuerst im Flächen- und dann im Schnittbilde.

1. Vordere Hälfte der Embryonen im Flächen- und Schnittbilde.

Die lateralen Mesodermplatten treten überall breit in die Erscheinung und zeigen noch mehr oder weniger die charakteristische Flügelform schön ausgeprägt. Seitlich gehen sie nicht mehr so ganz allmählich und ohne eine deutlichere Grenzlinie zu besitzen in die dunkle Keimhaut über. Sie sind jetzt schon ziemlich scharf abgesetzt, so daß die Embryonalanlage sich ringsherum deutlich von der Keimhaut abhebt. Der mediale vordere Rand dieser Mesodermflügel tritt nicht mehr so wulstig wie auf den vorhergehenden Stadien hervor. Trotzdem ist derselbe aber deutlich gegen des mesoblastfreie Mittelfeld vor dem Embryo jederseits durch eine flache Schattenfurche abgegrenzt. Bei dem Embryo der Fig. 1 sind die medialen Ränder etwas zackig, gebuchtet, unregelmäßig; bei allen andern sind sie glatt gebogen.

Überhaupt sind bei diesen ersten Stadien die Unregelmäßigkeiten mehr geschwunden, und die Erhabenheiten haben sich im großen und ganzen nivelliert, wenigstens auf der Oberseite, während auf der

[1] l. c. S. 718 ff. und Taf. XXXIII.

Unterseite der durch Zusammenfließen der Seitenhöcker[1] entstandene Primitivhöcker und der Chordastrang immer mächtiger hervortreten. Hand in Hand mit der Nivellierung der Oberseite hat sich eine vollkommenere Symmetrie der entsprechenden Teile ausgebildet.

Die vorderen Enden der Seitenflügel laufen in eine plumpe Zacke aus, deren Spitzen weit nach vorn ausgezogen sind, sich dann beiderseits medianwärts umbiegen, sich meistens vereinigen und vor der Keimanlage einen mehr oder weniger hohen Bogen bilden (vgl. Fig. 1—5). Dieser Bogen umschließt ein größeres, gleichmäßig ebenes, mesoblastfreies Feld, welches die dunkle Unterlage durchscheinen läßt. Davon macht der Embryo der Fig. 7 eine Ausnahme, indem an seinem vorderen Ende die Fortsätze nicht deutlich in die Erscheinung treten. Vielmehr zeigt sich hier der Vorderrand — auch an den Seitenflügeln — glatt abgerundet und stark konvex gebogen.

In der Region vor dem Bogen liegen an der Unterseite der Keimhaut meist noch unregelmäßig angeordnete Entodermzellmassen und Stränge, die auch auf der Oberseite durchscheinend sichtbar sind. Sie haben aber im Vergleich mit den früheren Falterformen beträchtlich abgenommen und werden an den folgenden Stadien noch spärlicher.

Zwischen den beiden Seitenflügeln tritt vorn auf der Oberseite überall ein keilförmiges, wenig gewölbtes, mit der Spitze nach hinten gerichtetes Mittelfeld in die Erscheinung. Meistens ragt es mit seinem vorderen, abgerundeten Rande über die vordere Grenze der Seitenflügel nach vorn vor.

Die nach hinten schmal und lang auslaufende Spitze des Mittelfeldes verliert sich in der Rückenfurche. Letztere tritt bei den Stadien der Taf. IV mit Ausnahme der Fig. 4 als dunkle, breite, dabei flache Einsenkung in die Erscheinung, die sich nach vorn in die beiden ebenfalls flachen medialen Begrenzungsfurchen der Seitenflügel fortsetzt.

Die Untersuchung der Querschnitte durch diese vordere Embryonalpartie führte zu nachstehenden Befunden. Das keilförmige Mittelfeld des Flächenbildes ist mesoblastfrei. Die Mesodermplatten in den Seitenflügeln besitzen überall einen keilförmigen Querschnitt. Im vorderen Teile des Embryos liegen sie regelmäßig dem Ectoblast dicht an und sind mit ihm an ihren äußersten lateralen Enden voll-

[1] In betreff der gewählten Nomenklatur sei auf die zitierten Abhandlungen von BALLOWITZ verwiesen, insbesondere auch auf seine Monographie über die Entwicklung der Kreuzotter, an welche ich mich hier anschließe.



ständig verklebt. Sie sind hier auf den vordersten Schnitten auch nicht massiv, sondern weisen fast immer eine oder mehrere intercelluläre Vacuolen auf. Weiter nach hinten hin erscheinen die Mesoblastkeile kompakt und sind mit ihren Spitzen weiter zur Medianlinie vorgedrungen. Auch legen sie sich jetzt regelmäßig dem Entoderm dicht an, um nach einigen Schnitten mit der axialen Entodermverdickung zu verschmelzen.

Diese Anschwellung der mittleren Entodermpartie ist in allen Serien auch in den vordersten Schnitten vorhanden und oft sehr stark entwickelt. In den vordersten Schnitten ist die Verdickung am flachsten, indem dort das Entoderm erst ganz allmählich zur Mittellinie hin anschwillt. In den folgenden Schnitten nimmt die Anschwellung an Dicke zu, wird dabei nach und nach schmäler und wölbt sich zunächst stärker nach oben vor, wodurch sie sich fest an das dicke Ectoderm andrängt und den Raum zwischen den Mesoblastblättern ausfüllt, diese selbst trennend. Die nach hinten folgenden Schnitte zeigen dasselbe Bild. Nur wölbt sich die axiale Entodermverdickung jetzt auch nach unten etwas vor und wird so allmählich zu einem ovalen Wulst, der sofort als Chordaanlage kenntlich wird. Sie drängt nun das mediale Ectoderm noch stärker nach oben empor, wodurch das weißliche Mittelfeld der Flächenansicht etwas gewölbt hervortritt.

In den nächsten Schnitten sind dann auch schon, wie oben erwähnt, die medialen Spitzen der Mesoblastblätter jederseits mit der als Chordaanlage charakterisierten Entodermverdickung in Zusammenhang getreten, so daß ein Trennungsspalt dazwischen nicht mehr festgestellt werden kann. Gleichwohl ist die Chordaanlage auch jetzt noch leicht zu unterscheiden, da sie einerseits sich nach oben und unten stärker vorwulstet als die Mesoblastblätter, anderseits ihr Gewebe dichter angeordnet ist und ähnlich wie das Ectoderm aus hohen Cylinderzellen besteht. Dazu kommt in den nächsten Schnitten noch folgendes.

Bis jetzt setzte sich das Entoderm von seiner chordalen Verdickung aus lateralwärts als einschichtiges, dünnes Blatt kontinuierlich fort. Auf dem folgenden Schnitte nun hat sich die axiale, als Chordaanlage charakterisierte Verdickung des Entoderms von dem lateralen Entoderm abgelöst. Es ist hier bei stärkerer Vergrößerung beiderseits ein deutlicher, sehr feiner Spalt zwischen dem Chordaentoderm und dem lateralen Entoderm festzustellen. Auf diese Weise ist die Chordaanlage auf sieben Schnitten vollständig von dem lateralen

dies kompensiert dadurch, daß die im Verhältnis zu den großen dotterreichen Zellen kleinen Kerne weiter auseinanderrücken. Indem so die stärkste gefärbte Substanz auf einen größeren Raum verteilt wird, wird wieder an Durchsichtigkeit des ganzen Objektes gewonnen. Zugleich gewähren die größeren Abstände der Kerne eine bessere Übersicht. Ein beträchtlicher Vorteil ist natürlich an sich die Größe der einzelnen Elemente. Das wird noch gehoben dadurch, daß sich wenigstens in den meisten Total- und in allen Schnittpräparaten die Zellgrenzen deutlich ausprägen. Über die Form und die aus ihr resultierenden Schwierigkeiten siehe weiter unten.

Vorentwicklung.

Wenn ich auch hier einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien vorausschicke, so möchte ich betonen, daß die nun folgenden Urteile sich nur auf gelegentliche Wahrnehmungen beim Aufsuchen andrer Stadien stützen, daß ich dagegen eine genaue Untersuchung der ersten Stufen bei diesem schönen Objekt unterlassen habe. Am zwei, drei und vierzelligen Stadium ist mir nichts aufgefallen, doch will mir scheinen, daß man schon jetzt den Kern der Propagationszelle erkennen kann an den deutlichen groben Chromatinkörnern und dem Fehlen eines Nucleolus. Des weiteren scheinen mir insofern Unregelmäßigkeiten aufzutreten, als nach dem vierzelligen Stadium nicht notwendig die Blastomeren *A* und *B* zunächst zur Teilung schreiten. Das Achtzellenstadium schien mir dem andrer Nematoden zu entsprechen. Im weiteren Verlauf tritt eine, wenn auch nicht hochgradige, dorsoventrale Abflachung hervor. Eine Blastulahöhle konnte ich auf Schnitten durch einige junge Stadien deutlich erkennen, doch scheint sie sehr bald wieder zu verschwinden. Trotz der verhältnismäßig geringen dorsoventralen Abplattung bildet der Embryo zunächst eine zweischichtige Platte und zwar weit länger, als *Pseudalius*. Immerhin wird das Aussehen der Platte dadurch sehr verschleiert, daß die Entomeren schon früh beträchtliches Volum zeigen und besonders durch starke dorsoventrale Ausdehnung eine flache Gestalt des Embryo nicht zu stande kommen lassen. Es dauert nun sehr lange, bis diese Zellen auch ventral von andern Elementen bedeckt sind, so daß hier medioventral die Zweischichtigkeit noch bis zur vorletzten Furchung deutlich bleibt, wenn sie auch in der nächsten Umgebung durch das Einsinken von *Mst*-Blastomeren bereits verloren gegangen ist. Die Urgeschlechtszellen liegen noch bis in die Zeit der letzten Furchung

frei zutage, während sie vorher, gewissermaßen einen ventralen Auswuchs bildend, den Entomeren von unten angelagert waren. Dagegen tritt eine andre Differenzierung schon sehr viel zeitiger auf, sehr früh, wohl schon etwa von 32 Zellen an, ist das Hinterende durch weit größere Zellen vom Vorderende deutlich unterschieden, und dieser Zustand bleibt bis zur Bildung der Krümmung erhalten. Es erscheint daher stets das Hinterende weit heller als das Vorderende.

Somit bestehen im äußeren Verhalten recht beträchtliche Ähnlichkeiten mit der *Cucullanus*-Entwicklung, deren Vorzüge fürs Studium unser Objekt mit deutlicher Ausprägung der Genitalzellen und relativer Größe aller Elemente verbindet, so daß die vorliegende Form zur Beantwortung der in der Nematodenentwicklung noch schwebenden Fragen wohl eine der geeignetsten sein dürfte.

Ein Stadium, in dem die letzte Furchung bereits im Gange ist, zeigt Fig. 52 von der Rückseite. Wir sehen hier deutlich die weit größeren Zellen, welche das Hinterende dorsal decken, vorn dagegen überwiegend kleinzelliges Material. Im übrigen diene folgendes zur näheren Bezeichnung des Objektes. Das Präparat enthält 16 Mitteldarmzellen. Die Urgeschlechtszelle liegt unter dem Darm, von kleinzelligem Material bedeckt, neben dem Mitteldarm liegen große Zellen, die wir, entsprechend den Verhältnissen bei andern Nematoden, als Abkömmlinge der Zelle *Mst* auffassen. Eine Analyse der Zellen im Vorderende kann ich nicht geben.

Ein nächst älteres Stadium finden wir in Fig. 53 vom Rücken betrachtet, in Fig. 59 im Sagittal-, in Fig. 60 im Querschnitt dargestellt. Wir sehen aus dem Querschnitt, daß die großen dotterreichen Zellen der Mitteldarmanlage, denen die Geschlechtszellen angelagert sind, auch hier zunächst von einer Zellrinne umgeben werden. Um das alles legt sich dann die äußere Zellschicht, die, gemäß dem oben Erörterten, hier ventral, nicht als eine Schicht, sondern als Haufen von Zellen erscheint: also im ganzen derselbe Querschnitt, wie bei den beiden vorigen Objekten.

Genitalanlage.

Von diesem Stadium ab habe ich an der Geschlechtsanlage keine Veränderungen bemerkt. Die Struktur der Kerne der beiden Propagationszellen ist genau dieselbe, wie bei *Pseudalius*. Sie sind auf jungen Stadien, wie das hier vorliegende, wohl die größten Kerne des Tieres, da sie jedoch nicht wesentlich wachsen, werden sie bald von den Kernen des Mitteldarmes und der Excretionszelle eingeholt, vgl. Fig. 57 *b*.

dies kompensiert dadurch, daß die im Verhältnis zu den großen dotterreichen Zellen kleinen Kerne weiter auseinanderrücken. Indem so die stärkste gefärbte Substanz auf einen größeren Raum verteilt wird, wird wieder an Durchsichtigkeit des ganzen Objektes gewonnen. Zugleich gewähren die größeren Abstände der Kerne eine bessere Übersicht. Ein beträchtlicher Vorteil ist natürlich an sich die Größe der einzelnen Elemente. Das wird noch gehoben dadurch, daß sich wenigstens in den meisten Total- und in allen Schnittpräparaten die Zellgrenzen deutlich ausprägen. Über die Form und die aus ihr resultierenden Schwierigkeiten siehe weiter unten.

Vorentwicklung.

Wenn ich auch hier einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien vorausschicke, so möchte ich betonen, daß die nun folgenden Urteile sich nur auf gelegentliche Wahrnehmungen beim Aufsuchen andrer Stadien stützen, daß ich dagegen eine genaue Untersuchung der ersten Stufen bei diesem schönen Objekt unterlassen habe. Am zwei, drei und vierzelligen Stadium ist mir nichts aufgefallen, doch will mir scheinen, daß man schon jetzt den Kern der Propagationszelle erkennen kann an den deutlichen groben Chromatinkörnern und dem Fehlen eines Nucleolus. Des weiteren scheinen mir insofern Unregelmäßigkeiten aufzutreten, als nach dem vierzelligen Stadium nicht notwendig die Blastomeren *A* und *B* zunächst zur Teilung schreiten. Das Achtzellenstadium schien mir dem andrer Nematoden zu entsprechen. Im weiteren Verlauf tritt eine, wenn auch nicht hochgradige, dorsoventrale Abflachung hervor. Eine Blastulahöhle konnte ich auf Schnitten durch einige junge Stadien deutlich erkennen, doch scheint sie sehr bald wieder zu verschwinden. Trotz der verhältnismäßig geringen dorsoventralen Abplattung bildet der Embryo zunächst eine zweischichtige Platte und zwar weit länger, als *Pseudalius*. Immerhin wird das Aussehen der Platte dadurch sehr verschleiert, daß die Entomeren schon früh beträchtliches Volum zeigen und besonders durch starke dorsoventrale Ausdehnung eine flache Gestalt des Embryo nicht zu stande kommen lassen. Es dauert nun sehr lange, bis diese Zellen auch ventral von andern Elementen bedeckt sind, so daß hier medioventral die Zweischichtigkeit noch bis zur vorletzten Furchung deutlich bleibt, wenn sie auch in der nächsten Umgebung durch das Einsinken von *Mst*-Blastomeren bereits verloren gegangen ist. Die Urgeschlechtszellen liegen noch bis in die Zeit der letzten Furchung

frei zutage, während sie vorher, gewissermaßen einen ventralen Auswuchs bildend, den Entomeren von unten angelagert waren. Dagegen tritt eine andre Differenzierung schon sehr viel zeitiger auf, sehr früh, wohl schon etwa von 32 Zellen an, ist das Hinterende durch weit größere Zellen vom Vorderende deutlich unterschieden, und dieser Zustand bleibt bis zur Bildung der Krümmung erhalten. Es erscheint daher stets das Hinterende weit heller als das Vorderende.

Somit bestehen im äußeren Verhalten recht beträchtliche Ähnlichkeiten mit der *Cucullanus*-Entwicklung, deren Vorzüge fürs Studium unser Objekt mit deutlicher Ausprägung der Genitalzellen und relativer Größe aller Elemente verbindet, so daß die vorliegende Form zur Beantwortung der in der Nematodenentwicklung noch schwebenden Fragen wohl eine der geeignetsten sein dürfte.

Ein Stadium, in dem die letzte Furchung bereits im Gange ist, zeigt Fig. 52 von der Rückseite. Wir sehen hier deutlich die weit größeren Zellen, welche das Hinterende dorsal decken, vorn dagegen überwiegend kleinzelliges Material. Im übrigen diene folgendes zur näheren Bezeichnung des Objektes. Das Präparat enthält 16 Mitteldarmzellen. Die Urgeschlechtszelle liegt unter dem Darm, von kleinzelligem Material bedeckt, neben dem Mitteldarm liegen große Zellen, die wir, entsprechend den Verhältnissen bei andern Nematoden, als Abkömmlinge der Zelle *Mst* auffassen. Eine Analyse der Zellen im Vorderende kann ich nicht geben.

Ein nächst älteres Stadium finden wir in Fig. 53 vom Rücken betrachtet, in Fig. 59 im Sagittal-, in Fig. 60 im Querschnitt dargestellt. Wir sehen aus dem Querschnitt, daß die großen dotterreichen Zellen der Mitteldarmanlage, denen die Geschlechtszellen angelagert sind, auch hier zunächst von einer Zellrinne umgeben werden. Um das alles legt sich dann die äußere Zellschicht, die, gemäß dem oben Erörterten, hier ventral, nicht als eine Schicht, sondern als Haufen von Zellen erscheint: also im ganzen derselbe Querschnitt, wie bei den beiden vorigen Objekten.

Genitalanlage.

Von diesem Stadium ab habe ich an der Geschlechtsanlage keine Veränderungen bemerkt. Die Struktur der Kerne der beiden Propagationszellen ist genau dieselbe, wie bei *Pseudalius*. Sie sind auf jungen Stadien, wie das hier vorliegende, wohl die größten Kerne des Tieres, da sie jedoch nicht wesentlich wachsen, werden sie bald von den Kernen des Mitteldarmes und der Excretionszelle eingeholt, vgl. Fig. 57 *b*.

dies kompensiert dadurch, daß die im Verhältnis zu den großen dotterreichen Zellen kleinen Kerne weiter auseinanderrücken. Indem so die stärkste gefärbte Substanz auf einen größeren Raum verteilt wird, wird wieder an Durchsichtigkeit des ganzen Objektes gewonnen. Zugleich gewähren die größeren Abstände der Kerne eine bessere Übersicht. Ein beträchtlicher Vorteil ist natürlich an sich die Größe der einzelnen Elemente. Das wird noch gehoben dadurch, daß sich wenigstens in den meisten Total- und in allen Schnittpräparaten die Zellgrenzen deutlich ausprägen. Über die Form und die aus ihr resultierenden Schwierigkeiten siehe weiter unten.

Vorentwicklung.

Wenn ich auch hier einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien vorausschicke, so möchte ich betonen, daß die nun folgenden Urteile sich nur auf gelegentliche Wahrnehmungen beim Aufsuchen andrer Stadien stützen, daß ich dagegen eine genaue Untersuchung der ersten Stufen bei diesem schönen Objekt unterlassen habe. Am zwei, drei und vierzelligen Stadium ist mir nichts aufgefallen, doch will mir scheinen, daß man schon jetzt den Kern der Propagationszelle erkennen kann an den deutlichen groben Chromatinkörnern und dem Fehlen eines Nucleolus. Des weiteren scheinen mir insofern Unregelmäßigkeiten aufzutreten, als nach dem vierzelligen Stadium nicht notwendig die Blastomeren *A* und *B* zunächst zur Teilung schreiten. Das Achtzellenstadium schien mir dem andrer Nematoden zu entsprechen. Im weiteren Verlauf tritt eine, wenn auch nicht hochgradige, dorsoventrale Abflachung hervor. Eine Blastulahöhle konnte ich auf Schnitten durch einige junge Stadien deutlich erkennen, doch scheint sie sehr bald wieder zu verschwinden. Trotz der verhältnismäßig geringen dorsoventralen Abplattung bildet der Embryo zunächst eine zweischichtige Platte und zwar weit länger, als *Pseudalius*. Immerhin wird das Aussehen der Platte dadurch sehr verschleiert, daß die Entomeren schon früh beträchtliches Volum zeigen und besonders durch starke dorsoventrale Ausdehnung eine flache Gestalt des Embryo nicht zu stande kommen lassen. Es dauert nun sehr lange, bis diese Zellen auch ventral von andern Elementen bedeckt sind, so daß hier medioventral die Zweischichtigkeit noch bis zur vorletzten Furchung deutlich bleibt, wenn sie auch in der nächsten Umgebung durch das Einsinken von *Mst*-Blastomeren bereits verloren gegangen ist. Die Urgeschlechtszellen liegen noch bis in die Zeit der letzten Furchung

frei zutage, während sie vorher, gewissermaßen einen ventralen Auswuchs bildend, den Entomeren von unten angelagert waren. Dagegen tritt eine andre Differenzierung schon sehr viel zeitiger auf, sehr früh, wohl schon etwa von 32 Zellen an, ist das Hinterende durch weit größere Zellen vom Vorderende deutlich unterschieden, und dieser Zustand bleibt bis zur Bildung der Krümmung erhalten. Es erscheint daher stets das Hinterende weit heller als das Vorderende.

Somit bestehen im äußeren Verhalten recht beträchtliche Ähnlichkeiten mit der *Cucullanus*-Entwicklung, deren Vorzüge fürs Studium unser Objekt mit deutlicher Ausprägung der Genitalzellen und relativer Größe aller Elemente verbindet, so daß die vorliegende Form zur Beantwortung der in der Nematodenentwicklung noch schwebenden Fragen wohl eine der geeignetsten sein dürfte.

Ein Stadium, in dem die letzte Furchung bereits im Gange ist, zeigt Fig. 52 von der Rückseite. Wir sehen hier deutlich die weit größeren Zellen, welche das Hinterende dorsal decken, vorn dagegen überwiegend kleinzelliges Material. Im übrigen diene folgendes zur näheren Bezeichnung des Objektes. Das Präparat enthält 16 Mitteldarmzellen. Die Urgeschlechtszelle liegt unter dem Darm, von kleinzelligem Material bedeckt, neben dem Mitteldarm liegen große Zellen, die wir, entsprechend den Verhältnissen bei andern Nematoden, als Abkömmlinge der Zelle *Mst* auffassen. Eine Analyse der Zellen im Vorderende kann ich nicht geben.

Ein nächst älteres Stadium finden wir in Fig. 53 vom Rücken betrachtet, in Fig. 59 im Sagittal-, in Fig. 60 im Querschnitt dargestellt. Wir sehen aus dem Querschnitt, daß die großen dotterreichen Zellen der Mitteldarmanlage, denen die Geschlechtszellen angelagert sind, auch hier zunächst von einer Zellrinne umgeben werden. Um das alles legt sich dann die äußere Zellschicht, die, gemäß dem oben Erörterten, hier ventral, nicht als eine Schicht, sondern als Haufen von Zellen erscheint: also im ganzen derselbe Querschnitt, wie bei den beiden vorigen Objekten.

Genitalanlage.

Von diesem Stadium ab habe ich an der Geschlechtsanlage keine Veränderungen bemerkt. Die Struktur der Kerne der beiden Propagationszellen ist genau dieselbe, wie bei *Pseudalius*. Sie sind auf jungen Stadien, wie das hier vorliegende, wohl die größten Kerne des Tieres, da sie jedoch nicht wesentlich wachsen, werden sie bald von den Kernen des Mitteldarmes und der Excretionszelle eingeholt, vgl. Fig. 57 *b*.

Die Zellen zeichnen sich durch eine etwas dunklere Farbe ihres Protoplasma vor den übrigen der Umgebung aus. Sie lassen keine scharfe Zellgrenze erkennen. Beide Propagationszellen liegen bei diesem Objekt von dem uns in Fig. 56 vorliegenden Stadium an genau symmetrisch, während sie bis dahin schräg oder gerade hintereinander lagen, und behalten diese Stellung in allen von mir beobachteten Stadien bei. Dabei ist ihr Abstand voneinander ein recht beträchtlicher. Zwischen ihnen beiden findet sich eine große helle Zelle mit scharfer Membran und großem Kern, der den der Propagationszellen an Umfang etwa gleichkommen dürfte. Er enthält einen großen Nucleolus. Diese große unpaare mediane Zelle, die ich bei andern Nematoden noch nicht entdeckt habe, findet sich hier, so weit meine Erfahrung reicht, stets wieder als treue Begleiterin der Propagationszellen. Ich möchte daher glauben, daß sie ihre Bedeutung beim Genitalapparat findet. Länger möchte ich nicht bei der Geschlechtsanlage verweilen. Dieselbe hat sich, soweit ich beobachtet, bis zum Ausschlüpfen der Larve in keiner Weise verändert. Sie wird auch dann nur von zwei symmetrischen Zellen gebildet. Der große Kern zwischen den Genitalzellen ist nicht mehr so deutlich wie früher. Die kleinen Zellen, wie bei *Cucullanus*, fand ich nicht.

Mitteldarm.

Auch die Mitteldarmanlage bietet Abweichungen von dem Verhalten der andern besprochenen Arten. Ihre Lage zu den einzelnen Zellgruppen des Leibes ist allerdings genau ebenso, wie bei den andern Nematoden und verändert sich mit der Zeit genau so. Dagegen zeigt die Zellenzahl eine Abweichung; in Fig. 59 allerdings finde ich 16 Zellen, und so noch in manchem andern Präparate dieses Stadiums, z. B. in dem Objekt der Fig. 55. Auf etwas älteren Stadien, entsprechend Fig. 56, finden sich dann 18 Zellen. Von diesen sind das erste Paar etwas, die beiden letzten beträchtlich kleiner als die andern. Das erste Paar steht dorsal verschoben, Paar 2 und 3 folgen etwa symmetrisch. Paar 4 ist auch nach oben verschoben, so daß es nicht im Sagittalschnitt als Trapez erscheint, sondern als von oben eingeschobener Keil, Zellpaar 5 und 6 (die Zellen 9, 10, 11, 12) stehen über der Genitalanlage, dann folgen noch drei Paare. Da ich nun statt der letzten beiden Paare in einigen Präparaten zwei längsgestellte Spindeln traf, und zwar bei Stadien, die, wenig jünger als das der Fig. 56, im übrigen genau die oben

geschilderte Anordnung zeigen, und da bereits beträchtlich jüngere Stadien mit 16 *En*-Zellen dieselbe Anordnung im Mitteldarm zeigen, wie die späteren, nur daß sich bei ihnen statt der vier letzten Kerne zwei finden, glaube ich annehmen zu dürfen, daß die vier letzten Zellen als Schwesterpaare zusammengehören, daß sie also entodermal sind. Dabei bleibt fraglich, ob diese Teilung die letzte in der Gruppe 8/16 Zellen ist, dann würden die vordersten zwei Mitteldarmzellen nicht zur *En*-Gruppe gerechnet werden dürfen, oder ob, was mir wahrscheinlicher ist, diese Teilung die erste nach dem 16-zelligen Stadium des *En* ist. Dann würde auch jenes vorderste Zellpaar als entodermal aufzufassen sein. Dafür spricht besonders die lange Dauer der 16-zelligen Mitteldarmanlage, in der Unterschiede der Kerne nicht wahrnehmbar sind.

Dagegen fällt sehr bald auf, daß die Darmzellen jüngerer Stadien nicht typisch zweireihig angeordnet sind. Auf Fig. 59 ist dies noch nicht erreicht, dagegen in Fig. 56 leidlich deutlich. Es sind dort allerdings in den optischen Schnitt alle Kerne im Mitteldarm eingetragen, deren Zellen breit getroffen sind, so daß ihre Höhendifferenz nicht hervortritt. Dies ist in Fig. 57 *b* der Fall, und da sehen wir dann, daß zwar im hinteren Teile eine gewisse Symmetrie herrscht, im vorderen aber die Kerne der einen Seite höher stehen als die der andern, d. h., daß hier eine Drehung um die Längsachse stattgefunden hat. Dies tritt auch auf den Querschnitten deutlich hervor. Schon in Fig. 61 leicht ersichtlich, in Fig. 62 ebenfalls merkbar, setzt sich diese Tendenz mit dem Alter mehr und mehr durch, so daß schließlich nicht mehr von einer rechten und einer linken, sondern nur noch von einer oberen und einer unteren Zellreihe gesprochen werden kann. Das wird auf Totalpräparaten deutlich bei Stadien, die etwa Fig. 63 entsprechen, und hatte mich zuerst irregeführt, da ich, bei *Cucullanus* und *Pseudalius* gewohnt, wenn nur eine Reihe *En*-Zellen sichtbar war, eine Seitenansicht vor mir zu haben, jetzt bei demselben Kriterium stets vor die falsche Schmiede kam, bis mich die Querschnitte über den wahren Sachverhalt belehrten.

Die Darmzellen selbst sind anfangs kurz, von sehr bedeutender Höhe, dotterreich und plasmaarm, sie erscheinen daher hell und gleichmäßig granuliert. Der Kern ist mäßig groß mit deutlichem Nucleolus, sonst ohne erkennbare differenzierte Chromatinpartikel. Dies ändert sich bald. Um den Kern wird ein Hof dunkleren Protoplasmas sichtbar. Von ihm aus strahlen verästelte sich verjüngende Stränge in den Zellleib aus, während der Kern rasch wächst, und

besonders der Nucleolus durch seine Größe imponiert. Nach und nach nimmt das Plasma auf Kosten des Dotters so sehr überhand, daß die ehemals hellen Darmzellen auf Totalpräparaten und Schnitten nun dunkel gefärbt erscheinen. Dabei sind noch deutlich die Spuren der strangförmigen Verteilung dunklerer Substanz sichtbar. Der Kern ist sehr groß geworden, er wird von einer deutlichen Membran umgeben und enthält einen Nucleolus, dessen Durchmesser etwa die Hälfte von dem des Nucleus betragen dürfte. Die Streckung des Darmes und seine Loslösung von der Leibeswand entspricht dem bei den andern Nematoden beobachteten, wie in Fig. 64 zu sehen. Dabei scheint er mir stets der Rückseite genähert zu liegen, und zwar so sehr, daß er den Zusammenhang mit den dorsalen Muskelbändern nicht verliert, so hat man auf unserm Querschnitt Fig. 64 fast den Eindruck, als sei er an diesen Zellen aufgehängt. Worauf diese dorsale Lagerung des Mitteldarmes beruht, wage ich nicht zu entscheiden.

Bei der Streckung des Mitteldarmes bleibt die Zellenzahl durchaus konstant = 18, auch noch bei der jungen Larve. Dabei ist noch zu bemerken, daß die vordersten Darmzellen kleiner als die übrigen vom zweiten Paar an erscheinen, doch sind sie völlig mit diesen in eine Reihe getreten. Zwischen dem fünften und sechsten Zellpaar findet sich ein größerer kernfreier Raum, es liegen hier die beiden Geschlechtszellen, so daß wir diesbezüglich auch die genaueste Übereinstimmung mit jungen Stadien haben. Das Darmlumen tritt im Stadium III spaltförmig auf und zwar als gestreckte Zickzacklinie, später tritt Schlängelung des Lumens ein, wenn auch nicht so hochgradig, wie bei *Rhabdonema*. Wir wollen uns daher die Beschreibung dieses Zustandes bis dahin versparen.

Stomatodäum und Proctodäum.

Wir hätten uns jetzt mit End- und Vorderdarm zu beschäftigen, doch wollen wir hierzu nur bemerken, daß ersterer als Zellstrang vom hinteren Ende des Mitteldarmes in ganz kurzen Bogen an die ventrale Mittellinie zieht. Die Zahl der beteiligten Zellen dürfte nicht sehr bedeutend von der bei *Cucullanus* abweichen.

Von den andern Zellen des Hinterendes habe ich nichts zu berichten, nur konnte ich wahrnehmen, daß sich rechts und links vom Enddarm zwischen ihm und der Leibeswand noch eine kleinzellige Gruppe findet.

Das kurze Stomatodäum setzt sich aus dem eigentlichen Schlund-

rohr und den deutlich von ihm abgegrenzten Bulbus zusammen. Wie dünn der Übergangsteil wird, zeigt Fig. 64.

Der Bau des Oesophagus ist dreikantig und enthält Kanten- und Flächenkerne, letztere teils einzeln, teils paarig. Eine nähere Analyse habe ich unterlassen, doch will mir scheinen, daß eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Cucullanus* nicht besteht.

Auch im Vorderende habe ich das übrige Material nicht studiert (bis auf die unten bei »Ectoderm und Mesoderm« zu besprechenden Zellen). Die große Masse der hier vorhandenen kleinen Zellen dürfte dem Nervensystem und den Sinnesorganen angehören. Ob noch sonst Organanlagen sich hier finden, wage ich nicht zu entscheiden; über die Excretionszelle siehe unten.

Ectoderm und Mesoderm.

α. Allgemeine Ausbildung der Leibeswand.

Wir finden auch hier ursprünglich sechs Reihen dorsaler großer Zellen (vgl. Fig. 52), von diesen verschmelzen wieder die beiden mittleren zu einer unpaaren unter Überwanderung ihrer Kerne auf die andre Seite. Ein Stadium aus diesem Vorgang zeigt Fig. 53, der Querschnitt Fig. 60, der Sagittalschnitt Fig. 59. Da sich, wie Fig. 60 und 53 zeigen, die Kerne der entstehenden Dorsalreihen gerade etwa in der Mediangegend finden, so sind auf dem Sagittalschnitt auch in fast allen Zellen Kerne getroffen. Zwischen der Dorsalreihe und dem Darm dagegen sind keine kleinzelligen Elemente zu finden. Nach vollendeter Ausbildung der Medianreihe zeigt uns Fig. 56 ein Objekt von der Rückseite. Aus dem Vergleich der aufeinander folgenden Dorsalansichten sehen wir zugleich, wie die sechs bzw. fünf großen Zellreihen auf der Oberfläche immer mehr Raum gewinnen, auf Fig. 56 sind die beiden Ventralreihen vom Rücken aus kaum noch sichtbar. Den gleichen Vorgang zeigen uns die Querschnitte Fig. 60—62. Zum Verständnis der Fig. 60 ist noch darauf hinzuweisen, daß, wie aus Fig. 59 erhellt, ein von oben senkrecht zur Achse des Darmes durch die Geschlechtsanlage geführter Schnitt unter der letzteren zahlreiche Zellen treffen wird, die schon dem Hinterende bzw. Vorderende des Wurmes angehören. Günstiger getroffen ist Fig. 61, etwa dem Sagittalschnitt (optisch) Fig. 57 *b* entsprechend; ersterer erklärt leicht, wie es kommt, daß auf dem Sagittalschnitt oberhalb des Darmes überhaupt keine Kerne getroffen

sind, dieselben liegen nämlich schon auf diesem Stadium in den äußersten lateralen Ecken ihrer Zellen.

Es spielt sich nun nämlich auch hier das Überwandern der Kerne in der Dorsalreihe nach der seitlichen Region genau so ab, wie bei den andern Formen. Von den von mir untersuchten kann ich neben den viel kleineren *Cucullanus*-Embryonen besonders diese schöne große Form zum Studium der einschlägigen Verhältnisse empfehlen. Ein Vergleich zwischen Fig. 61 und Fig. 62 zeigt folgendes: der Kern *d* liegt in Fig. 61 bereits in der äußersten Ecke der transversal stark gestreckten Dorsalzelle neben dem kleinzelligen Material der Rinne. Ist letzteres auch noch nicht in die Längsstreifen zerfallen, so sehen wir doch deutlich, daß seine Zellen zum Teil schon weiter dorsalwärts verschoben sind als in Fig. 60. Es mag dies vielleicht mit der Kernteilung in teilweisem Zusammenhange stehen, die sich, wie uns leicht ein Vergleich der Kerngröße und Zellzahl der einschlägigen Elemente lehrt, zwischen den beiden den Figuren zugrunde liegenden Stadien abgespielt hat. Fig. 62 zeigt uns dann die Rinne bereits aufgelöst, die großen Kerne haben ihre Lage nicht wesentlich verändert, dagegen sind die kleinen Zellen der dorsalen Bänder sich viel näher gekommen und grenzen, sich gegen die Peripherie emporreckend, deutlicher die Seitenfelder ab. Fig. 62 entspricht einem Stadium I/II. So sehen wir denn auch bereits in dem wohl nur wenig jüngeren Stadium Fig. 57 die kleinen Zellen als getrennte Reihen ober- und unterhalb der großkernigen Region auftreten, bereits der Leibeswand sehr genähert, so daß sie in derselben mit eingetragen sind. Auch im ventralen Teil der ehemaligen Rinne markiert sich, genau wie bei *Cucullanus*, der Zerfall in drei Streifen, indem auch hier die beiden seitlichen stark gegen die Peripherie vordrängen. Den vollständigen Zerfall der ehemaligen Rinne sehen wir dann in Fig. 63. Dieselbe zeigt, wie es bei der starken Streckung des ganzen Tieres nicht wunderbar ist, nur spärliche Kerne, von denen der Seitenlinie jederseits nur einen Lateralkern. Im Darm finden sich erst auf dem Nachbarschnitt Kerne zugleich mit einem Dorsalkern der Seitenfelder. Daß diese Verhältnisse sich auch beim alten Embryo nicht ändern, beweist Fig. 64 von einem Stadium IV, wo wir in einem Schnitt je einen Lateralkern und in allen Muskelfeldern einen Kern finden, während wir im zweiten nur die Dorsal- und Ventralkerne finden. Wir können hier übrigens bereits die Cuticulabildung wahrnehmen. Auf den Vergleich von Frontal- und Sagittalschnitten verschiedenalteriger Stadien zur Erläuterung des verschiedenen Verhaltens

der kleinen und der großen Kerne wurde verzichtet. Als Frontalschnitt ist nur ein optischer Frontalschnitt durch das Objekt der Fig. 56 mit roten Linien in diese eingetragen, und wir sehen hier den Darm entsprechend dem Alter des Objektes von den Seitenfeldern noch durch eine Reihe von Zellen getrennt.

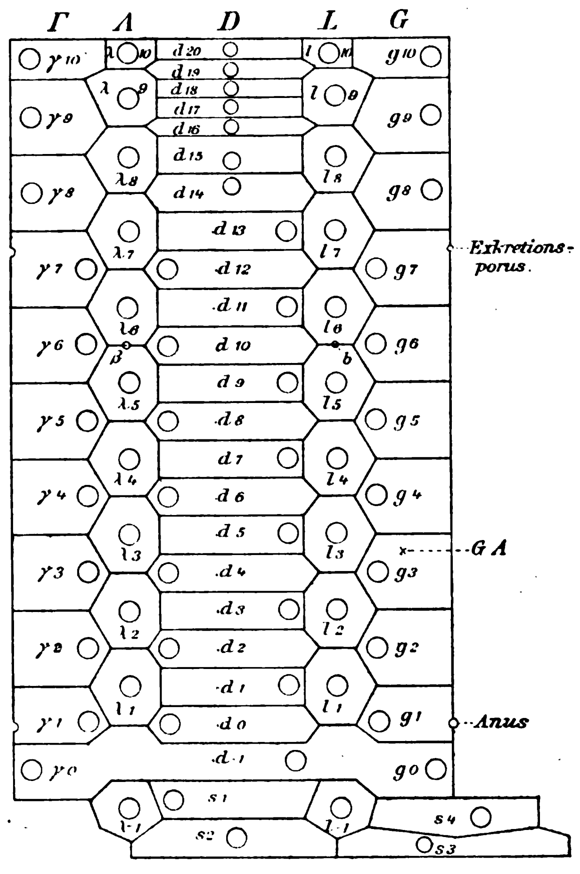
β. Zellanordnung im Ectoderm.

Betrachten wir nun die Anordnung der Zellen im einzelnen, so finden wir genau die bekannten Verhältnisse. Die Lateral- und Ventralkerne stehen symmetrisch, die der Dorsalreihe anfangs medial, nachher alternierend rechts und links. Um den Mund bilden die Zellen d_{20} mediodorsal, l_{10} rechts, g_{10} und γ_{10} medioventral, λ_{10} links einen Ring. An die Zelle d_{20} schließen sich weitere sechs d-Zellen mit mediodorsalem Kern. Die Abgrenzung dieser Zellen gegen die in ihrem Bereiche liegenden Lateralzellen $l_{10,\,9,\,8}$ habe ich nicht erforscht, ebensowenig die Grenzen der letzteren gegen die Ventralzellen mit in der Mittellinie gelegenen Kernen $g_{10,\,9,\,7}$. Von g_7 usw. an finden wir typisch folgende Verhältnisse: Die Kerne der Ventral- und Lateralreihe alternieren, wie sich auch die Zellen zwischeneinander schieben, die Kerne der Dorsalreihe stehen auf der einen Seite über den Lateral-, auf der andern über den Ventralkernen, es grenzen wieder an eine Lateralzelle drei Dorsal- und zwei Ventralzellen. An d_{14} grenzt l_7 und λ_7 hinten unten, an diese hinten unten g_7 bzw. γ_7, an d_{14} ferner nach hinten zu d_{13}, die sonst nur von d_{12} und denselben λ- und l-Zellen begrenzt wird; d_{12} grenzt wieder an zwei l- und λ-Zellen l_7 und l_8; usw. bis zu l_1, die an vier d-Zellen grenzt, auf sie folgt dann nur noch eine Lateralzelle l_{-1}, der Platz für l_0 scheint frei zu bleiben. Die letzte Ventralzelle in normaler Stellung ist g_1, g_0 die letzte paarige Ventralzelle grenzt nur noch an eine l-Zelle. An d_{-1}, l_{-1}, g_0, γ_0, λ_{-1}, schließen sich dann noch vier unpaare Zellen, den Schwanz bildend. In Merkatorprojektion würde die Oberfläche des Wurmes sich also folgendermaßen ausnehmen (Textfig. *i*). Zwischen l_5 und $_6$ findet sich, wie bei den andern Nematoden, der einzelne kleine Kern b bzw. β, unter ihm demgemäß g_6, über ihm d_{10}.

Wir finden also wieder dieselben Zellen bei allen Individuen in derselben Anordnung zueinander. Wichtig will mir hier erscheinen, noch einen Punkt hervorzuheben, daß nämlich durchaus nicht willkürlich bald rechts oder bald links die Dorsalkerne in den Lücken der Lateralreihen stehen, vielmehr liegt immer links der Kern über der Lücke, rechts über dem Lateralkern. Es trifft das auch auf

Pseudalius minor zu, vgl. die Fig. 35 u. 36, und wir werden dementsprechend auch die Verhältnisse bei *Rhabdonema nigrovenosum* finden. Auch sonst ist die Anordnung der Kerne bei beiden Formen sehr ähnlich, daher kann wohl dies hier genügen.

Auch den inneren Organen gegenüber zeigt sich eine Konstanz der Lage, der Enddarm öffnet sich zwischen g_1 und γ_1, die Urgeschlechts-



Textfig. *i*.

zelle liegt in der Gegend von l_3 und λ_3, meist wenig vor dem Kern dieser Zellen, die Excretionszelle liegt zwischen den vordersten Teilen der Zellen g_7 und γ_7.

Die Zelle selbst habe ich nicht studiert, doch fällt ihr großer Kern leicht auf allen einschlägigen Stadien unter dem hinteren Abschnitt des Oesophagus auf. Er ist schon auf Stadien kenntlich, auf

denen er noch direkt an der Oberfläche liegt. Daher erscheint ausgeschlossen, daß die Zelle aus derselben Gegend, wie die Reihen großer dorsaler Zellen, stammt. Auf späteren Stadien, z. B. Fig. 58, ist der Kern einer der größten des Embryo, mit starker Kernmembran und dunklem großen Nucleolus.]

Was nun den Bau der großen Zellreihen betrifft, so ist ihr Plasma auf jüngeren Stadien im allgemeinen gleichmäßig und etwa ebenso reichlich, wie in andern Zellen. Auf älteren dagegen ist die Zelle plasmaarm und nur in der Nähe des Kernes findet sich eine stärkere Anhäufung desselben, von der aus Stränge dichteren Plasmas in die Zelle ausstrahlen. Dies Verhältnis bleibt erhalten auch auf älteren Stadien, auf denen das Seitenfeld, vom Darm abgelöst, weit weniger voluminös erscheint, als bei jüngeren Embryonen, vgl. Fig. 64. Mit dem zunehmenden Alter werden die Zellgrenzen immer undeutlicher. Da sie sich jedoch auch bei recht vorgerückten Individuen stets auf dem einen oder andern Schnitt noch erkennen ließen, glaube ich, daß man hier von einem wahren Syncytium nicht reden kann.

Die Kerne aller drei Reihen sind groß, bläschenförmig, bei älteren Stadien radiär abgeplattet und auch in der Längsrichtung etwas gestreckt. Die Kernmembran ist deutlich, das Chromatin sehr fein verteilt, der Peripherie zu etwas verdichtet. In der Mitte des Kernes findet sich ein großer Nucleolus. Auf etwas älteren Stadien, in Fig. 56 bereits angedeutet, in Fig. 57 deutlich hervortretend, zeigt sich zwischen den Kernen der Seitenfelder eine Differenzierung. Die Kerne der Dorsal- und Ventrallinien sind einander völlig gleich, die der Laterallinien, also die Mittelreihen der Seitenfelder, sind erheblich größer, besonders fällt die beträchtliche Größe der Nucleolen auf. Diese Kerne sind neben dem Excretionskern die größten des Embryo. Die vier Schwanzkerne sind kleiner, selbst als die Dorsal- und Ventralkerne, blasser und besonders mit einem weit zarteren Nucleolus versehen. Ihre Größe übertrifft dagegen doch recht beträchtlich die der Muskelkerne, immerhin könnte man nach der Struktur dieser Elemente Zweifel an der Zugehörigkeit zum Ectoderm haben, wenn nicht gerade im Hinterende die Zellgrenzen deutlich hervortreten.

Wo stammen nun diese großkernigen Elemente her und wie verbreiten sie sich über den ganzen Körper? Hierüber soll das Folgende noch einige Angaben enthalten. Auf dem hinteren Rückenteil sehen wir bei unsrer Form von Anfang an größere Elemente, aber auch bei *Cucullanus*, wo sich dies Merkmal erst spät ausbildet, traten hier

die großen Zellen gleich geschlossen auf. Anders liegen die Verhältnisse im Vorderende. Schon Fig. 66 zeigt, daß hier die Kontinuität der großen Zellen unterbrochen ist zwischen l_7 und l_8 abgesehen von der kleinen Zelle *b*, die auf diesem Stadium auch noch oberflächlich zu liegen scheint. Wie weit nun doch vielleicht die Zellen zwischen l_7 und l_8 von diesen ihren Nachbarn überlagert sind, kann ich nicht entscheiden, da mir gute Chlorgoldpräparate nicht vorlagen. Immerhin scheint es mir unwahrscheinlich, daß die vorderen Lateralzellen über die kleinzellige Enklave hinweggewandert sein sollten, besonders da die letztere um so deutlicher ist, je jünger das Stadium, vgl. Fig. 65, 52. Es scheint also, daß die großzellige Masse nicht kontinuierlich auftritt, oder daß wenigstens ein Teil der Zellen ihres Gebietes kleinkernig bleibt (oder wird) und in die Tiefe rückt.

Ein zweiter wichtiger Punkt, der aus Fig. 66 hervorgeht, besonders deutlich aber in Fig. 55 sich zeigt, ist der, daß die großen Zellen ursprünglich der Stelle der späteren Mundöffnung ziemlich fern bleiben und dieselbe erst nach und nach durch Ausbreitung der einzelnen Elemente in ihr Bereich ziehen, während sie die Stelle des späteren Schwanzendes von Anfang an wenigstens vom Rücken her decken. Es ist dabei zu bemerken wie sehr bei dieser Form ursprünglich Kopf und Schwanzende ventral einander genähert liegen (vgl. auch Schnitt 59).

Drittens machte mich Fig. 55 zuerst darauf aufmerksam, daß auch im einzelnen die Anordnung der großen Zellen insofern eine andre ist denn später, als die Zellen l_2 und l_4 lateral aus ihrer Reihe etwas verschoben sind. Auch dies tritt noch deutlicher auf jungen Stadien hervor, vgl. Fig. 52—54, wo die Zellen l_2 und l_4 direkt mit g_7 in einer Flucht liegen. Allein durch den Vergleich der Lagebeziehung dieser Zellen in successive älteren Stadien läßt sich zwar ihr späterer Anschluß an eine der beiden Reihen recht wohl feststellen. Sehr erleichtert wird dies jedoch bei unsrer Form dadurch, daß schon auf so frühen Stadien wie das der Fig. 53 die Kerne der Seitenreihen sich von denen der Ventral- und Dorsalzellen deutlich durch ihre Größe unterscheiden. So konnten stets die Zellen l_2 und l_4 leicht aufgefunden werden. Es erhellt nun, daß durch dies Verständnis der Lateralreihe auch das der Ventralreihe erleichtert wurde. So konnten fast alle großen Zellen noch auf Stadium Fig. 52 rekognosziert werden, vgl. die Buchstabenbezeichnung der Figur. Ich gebe hier anschließend eine Schilderung ihrer gegenseitigen Lage auf diesem jungen Stadium.

Gehen wir aus von den kleinen Zellen, deren Übergang in die bekannten b und β uns die Figurenfolge 52—57 a zeigt. Die etwas abweichende Lage in bezug auf den Gesammtorganismus findet ihre Erklärung in der Lage des letzteren, da natürlich, sobald das Kopfende etwas mehr gesenkt ist, das Hinterende in der Dorsalansicht länger erscheint und umgekehrt. Die Lagebeziehung zu den andern Zellen, besonders denen der Rückenlinie, ist jedoch durchaus konstant. Auf dem späteren Stadium fanden wir die Zelle d_{10} über β, hier in Fig. 52 liegt eine Dorsalzelle unmittelbar hinter, eine vor dem kleinen Zellpaar. Welche von beiden wird nun d_{10}? Meiner Überzeugung nach die hintere und zwar aus folgenden Gründen. Einmal: der Kern d_{10} liegt immer links, vgl. S. 27 ff., bei dem alternierenden Überwandern wird er also von rechts gekommen sein. Ursprünglich der rechten Seite scheint nun regelmäßig der Kern hinter b und β anzugehören. Fig. 52 zeigt das noch leidlich deutlich; der nächste Kern ist wie seine Zelle unzweifelhaft linksseitig.

Durch diese Erkenntnis und das Auffinden von b und β wird es uns nun möglich noch auf sehr jungen Stadien eine Reihe von Zellen wiederzuerkennen. Wir wollen hier zunächst ihre Anordnung auf einem Stadium besprechen, wo die beiden Dorsalreihen zu verschmelzen beginnen. In diesen Reihen finden wir hinter b und β entsprechend der Lage des Embryo und der starken ventralen Annäherung des späteren Schwanz- an das Kopfende nur wenige Zellen, etwas mehr in Fig. 53 und bei *Rhabdonema* Fig. 65[1]. Die Bezeichnung dieser Zellen bietet nicht die mindeste Schwierigkeit. Anders die Lateralreihen.

Bei *Rhabdonema* allerdings stehen ihre Zellen bereits in einer Reihe und nur wenig erinnert die Form der Zellen l_4 und λ_4 daran, daß sie sich wohl von der Seite her eingekeilt haben. Bei *Cucullanus* Fig. 51 b ist das noch sehr deutlich und bei *Nematoxys* endlich liegen sie in Fig. 52 und 53 überhaupt nicht in der Flucht der übrigen Lateralreihe. Dieser Unterschied läßt sich vielleicht aus der Gesamtgestalt erklären. Es dürfte der in dieser Zeit wesentlich schlankere *Rhabdonema*-Embryo den Zellen früher die Möglichkeit bieten

[1] Da es sich hier nur um die episodenhafte Darstellung von Vorgängen handelt, die den von uns in der Hauptsache betrachteten Entwicklungsstadien voraufgehen, mag entschuldigt werden, daß ich hier mehr als bisher die verschiedenen Formen nebeneinander bespreche. Ich werde auch des weiteren *Rhabdonema nigrovenosum* heranziehen und gebe in Fig. 50 und 51 noch einige Bilder von *Cucullanus*, die ich ebenfalls zu vergleichen bitte.

hintereinander zu treten. Dasselbe werden wir auch bei den Ventralreihen finden, die bei *Rhabdonema* bereits völlig ihre definitive Anordnung besitzen. — Daß es sich bei diesen anders gestellten Zellen des *Nematoxys*-Embryo tatsächlich um l_2 und l_4 handelt, wurde oben bereits besprochen, doch auch die Beobachtungen an *Cucullanus* werden hierfür zur Stütze. Doch wollen wir die Dorsal- und Lateralreihen dieser Form erst weiter unten mitbesprechen.

Über die vor den Kernen b und β gelegenen Teile der Dorsal- und Lateralreihen habe ich nur an *Rhabdonema* und *Nematoxys* Sicheres ermitteln können. In der Lateralreihe zeigt Fig. 66 bei ersterer Form vor b und β die Kerne l_6 und λ_6, davor l_7 und λ_7, dann folgt eine kleinkernige Gruppe, und von ihr beiderseits lateralwärts divergierend die Zellreihen l_{8-10} und λ_{8-10}. Diese letztere Divergenz tritt bei *Nematoxys* Fig. 53 noch deutlicher hervor. Hier konnte ich auch sämtliche Zellen in derselben Lage in Fig. 52 wiederfinden. Bei *Rhabdonema* gelang dies vorwärts nur bis l_8, da die dunkle Färbung des Vorderendes weiterhin ein Erkennen mir unmöglich machte. Dagegen glaube ich gerade bei *Rhabdonema*, wenn auch auf dem etwas älteren Stadium Fig. 66, alle vorderen d-Kerne erkannt zu haben, immerhin nur sehr mühsam, so daß ich der Figur eine große Beweiskraft nicht beimessen kann. Die drei Zellen d_{11-13} treten hier allerdings als auffällige Gruppe sehr deutlich hervor und zeigen sich in Fig. 65 mit d_{14} zusammen als direkte Fortsetzung der beiden Dorsalreihen, mit ihren Spitzen schon alternierend ineinander greifend. Ebenso auffallend bilden die Zellen d_{11-13} bei *Nematoxys* Fig. 52 und 53 eine besondere Gruppe, die noch die zweireihige Anordnung wahrt. Der Kern d_{14} liegt median in der bereits unpaaren Zelle, wie bei *Rhabdonema* auf dem Stadium der Fig. 66, und bei beiden Formen bleibt diese Anordnung dauernd. Ob die Zelle d_{14} auch bei *Nematoxys* ursprünglich der rechten Seite angehörte oder gleich medial auftrat, habe ich nicht untersucht.

Über die ursprüngliche Lage der weiter vorn gelegenen d-Zellen habe ich bei *Rhabdonema* nichts mehr ermittelt. Sie liegen in Fig. 66 bereits alle unpaar medial. Auf dem jüngeren Stadium Fig. 65 liegen ebenfalls zwei Zellen medial, da ich jedoch ihre seitliche Abgrenzung nicht genau feststellen konnte, besonders bei der vorderen nicht entscheiden konnte ob rechts und links von ihr noch großkernige Elemente lagen, so muß die Frage offen bleiben, welcher Zelle in der definitiven Anordnung sie entspricht. Daß diese beiden Zellen d_{15} und d_{16} sind, scheint mir die Sachlage bei *Nematoxys*

wahrscheinlich zu machen. Bei dieser Form ist die zwischen l_8 und λ_8 gelegene Zelle wohl sicher als d_{15} anzusehen, da sich zwischen sie und d_{14} keine andre Zelle mehr einschieben kann. Über die d-Reihen weiteres zu sagen oder zu vermuten halte ich nicht für zweckmäßig.

Die Ventralreihen zeigen bei dem jüngsten uns von *Rhabdonema* vorliegenden Stadium keine Besonderheiten, sondern gestreckten Verlauf. Anders bei *Nematoxys*. Hier treffen wir in direkter Fortsetzung der Reihe l_2, l_4 einen Kern und Zelle, die ihrem histologischen Verhalten nach der Ventralreihe zugehören. Der nächst vordere Kern in der gleichen Flucht gehört seinem Umfange nach offenbar schon zu der kleinzelligen Gruppe zwischen l_7 und l_8, die übrigen Ventralzellen liegen etwas tiefer in einer Reihe. Wie ich sie auf die späteren beziehe, zeigen die Buchstabenbezeichnungen.

An dem leider so kleinen *Cucullanus*-Embryo wollte es mir nicht recht gelingen, diese Verhältnisse deutlich zur Anschauung zu bekommen.

Ich verweise daher betreffend dieses Detail auf die Figuren und möchte nur erwähnen, daß auch auf diesen jungen Stadien die Zellanordnung, so weit sie studiert wurde, noch typisch ist. Hinter b und β, die sich als deutlich tiefer gelegene Kerne leicht kenntlich machen, folgt jederseits eine Viererreihe alternierend geordneter Zellen, dann jederseits ein Paar, das weniger deutlich in der Reihe steht, dann weitere in deutlicher Reihenordnung. In Fig. 51 *b* haben wir im ganzen im hinteren Teil der Dorsalreihen 14 Zellen, von denen das letzte Paar ein wenig kleiner ist als die vorhergehenden, es dürften das bereits die ersten beiden Schwanzzellen sein. Ähnliche Elemente schließen sich auf der Unterseite in einfacher Querreihe an (γ_0, S_3, S_4, g_0?). Dann folgt bereits die Mitteldarmanlage.

Seitlich von den ersten vier Dorsalkernen hinter b und β treffen wir jederseits die Lateralzellen l_{1-5}, λ_{1-5}, an l_5 anschließend l_6 und l_7, dann kleinere Kerne, vor ihnen l_{8-10}. Letztere Zellen von l_6 an sind auf jüngeren Stadien nicht immer mit der wünschenswerten Sicherheit zu erkennen. Seitlich zwischen l_5 und $_6$ findet sich jederseits eine g-Zelle, aus der Ventralreihe ein wenig medianwärts verschoben, vor ihr stets, auch auf den jüngsten einschlägigen Stadien noch deutlich kenntlich drei Ventralzellen, hinter ihr meist fünf. Nur in Fig. 51 *b* finden sich hier sechs in dem sich von unten her noch ein Element zwischen die beiden ursprünglich letzten einschiebt.

Ganz diese Ordnung liegt noch in Fig. 51 *a* vor, einem Stadium, in dem die letzte (unvollständige) Hauptfurchung (vgl. l. c. S. 9 X

und S. 42) gerade lebhaft wird. Das etwas jüngere Stadium Fig. 50 zeigt die Verhältnisse vor dem Beginn dieser Furchung (die Teilung der Entodermzellen von 8 zu 16 ist im Beginn). Sie zeigt im Bereiche der hinteren Dorsalzellen keine Abweichungen von den vorigen Figuren, und wenn wir annehmen, daß l_4 noch mehr als später in dem Verbande der Ventralzellen liegt, auch keine im Bereiche der hinteren Lateral- und aller Ventralzellen. Die vorderen Dorsal- und Lateralzellen zu identifizieren ist mir nicht gelungen. Doch zweifle ich nach dem, was ich hier sah, nicht, daß auch dies sich bei eingehendem Studium leicht erreichen ließe. Worauf es mir hier ankommt, ist das folgende.

Das Objekt ist, was die Zellenzahl betrifft, dem der Fig. 25 l. c. nur dadurch voraus, daß die dort fast beendete IX. Hauptfurchung hier völlig abgeschlossen ist und sich im Entoderm bereits die ersten Spindeln der letzten Teilung zeigen. Also vor der letzten ganzen (IX.) Hauptfurchung typische Zellanordnung aller Elemente (vgl. Fig. 23 u. 24 l. c.), nach derselben wenigstens in der hinteren Rückengegend wieder typische Anordnung, die dann durch keine Furchung mehr gestört wird. Noch interessanter als die Seitenreihen ist die dorsale. Hier finden wir während der ganzen IX. Hauptfurchung und auch später keine Zellteilung mehr. Die letzte war also die in Fig. 22/23 l. c. analysierte, und es sind dieselben Zellen wie in letzterer Figur, die auch später diese Gegend einnehmen, und die durch ihren histologischen Charakter, ihre gegenseitige Lage und die vor ihnen auftretende Einsenkung primär ectodermaler Elemente sich so deutlich charakterisieren, daß man sie leicht in den auf *b* und β folgenden Zellen der Dorsalreihen wieder erkennt. Von diesen würden also die vordersten der Fig. 50 gleich den Zellen $\gamma I1'x$ und $c I1'x$ der Fig. 23*a* (l. c.) zu setzen sein. Übertragen wir das auf spätere Stadien, so können wir setzen: $c I1'x = d_{10}$, $\gamma I1'x = d_9$, $c I1'y = d_8$ usw. bis $\gamma I1''y = d_3$. Weiter zurück möchte ich diese Reihe nicht verfolgen. Wenn mir auch die Bilder späterer Stadien dafür zu sprechen scheinen, daß die $c I2'$ und $\gamma I2'$-Zellen sich ebenfalls den Dorsalreihen einordnen, in entsprechender Folge, so kann ich das doch nicht beweisen. Demnach dürften die vorderen *d*-Zellen im wesentlichen der Gruppe $a II$, die Lateral- und Ventralzellen $b I$ und βI angehören. Es erscheint ohne weiteres möglich, hier bei günstigeren Objekten, z. B. *Nematoxys*, noch genauere und prinzipiell recht wichtige Resultate zu finden.

γ. Zellanordnung im Mesoderm.

Zum Schlusse kommen wir zur Muskulatur. Wir hatten die anfangs (Fig. 60) noch großkernige, dann kleinkernige (Fig. 61) Rinne sich in die einzelnen Bänder auflösen sehen, konnten dann beobachten, wie sich die Elemente der dorsalen und der ventrolateralen Bänder radiär streckten und den Anschluß an die sich bildende Cuticula gewannen. Gleichzeitig sehen wir auch hier wieder die aktive Beweglichkeit eintreten. Dies und die Lage der Streifen spricht überzeugend für ihre Bedeutung als Muskulatur. Auch hier erkennen wir deutlich, wie bei *Pseudalius*, daß der Aufbau jedes Muskelbandes aus zwei Reihen, im wesentlichen alternierend gestellter, langgestreckter Zellen besteht. Dies zeigt Fig. 57*a*, wo die weiter auswärts gelegene Reihe mit ausgeführten Kernen, die mediale mit dem Kontur der Kerne angegeben ist. Dies zeigt auch deutlich Fig. 58, in der wir das rechte dorsale Muskelband vor uns haben. Auch aus Querschnitten ist das Verhalten deutlich zu ersehen, besonders auf denen jüngerer Stadien, vgl. Fig. 61, wo überhaupt durch die Größe der Zellen alles leichter sichtbar ist.

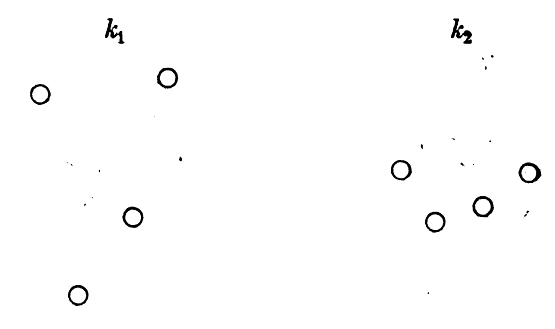
Doch auch in diesem System ist die Anordnung der Zellen eine genau präzisierte, und so unvollständig auch meine Analyse sein mag, die den ventralen Zellen gegenüber bisher versagt hat und auch in den Rückenbändern noch nicht alles zu klären vermochte, so scheint mir doch das, was an Resultaten gewonnen wurde, interessant genug, um hier mitgeteilt zu werden (vgl. Fig. 57 und 58). Wie bereits gesagt, stehen die Kerne alternierend. Der letzte liegt zwar nicht genau im Verlauf einer Reihe, sondern etwa zwischen beiden, scheint jedoch, soweit sich die Zellgrenzen erkennen ließen, der äußeren Reihe anzugehören. Der zweite Kern liegt deutlich in der inneren, der dritte in der äußeren und so fort auf beiden Seiten. Dabei stehen sich rechts immer zwei Kerne näher als jeder mit dem andern Nachbarn, so daß lange und kurze Intervalle wechseln, und zwar ist immer der weiter vorn liegende äußere Kern dem hinter ihm folgenden genähert. Diese Annäherung ist links undeutlich, oft umgekehrt. Zugleich stehen rechts fast alle Kerne etwas weiter vorn, als links, immerhin jedoch noch so weit symmetrisch, daß man die zusammengehörigen Vierergruppen, gebildet aus je einem Kern jeder Reihe, wohl erkennen kann. Da nun die Distanz der beiden linken Kerne eine größere ist, als die der rechtsseitigen, ergibt sich folgende Figur (vgl. Textfig. 2 k_1 und k_2 auf S. 36) für jede einzelne Gruppe. Diese

Figuren können mehr oder weniger deutlich und mehr oder weniger spitz sein.

Betrachten wir nun die Kernstellung im einzelnen. Die letzten Kerne liegen etwas hinter dem Dorsalkern d_1, der rechte wenig vor dem linken. Die zweite Gruppe findet sich in der Gegend von d_2 und $_3$, sie beginnt beim Kern der ersteren Zelle mit dem inneren linken Nucleus, dann folgt der innere rechte, dann fast mit ihm gleich weit vorn der äußere linke und endlich der äußere rechte.

Die dritte Gruppe, Kern $_4$ und $_5$ jederseits, liegt im Bereich von d_{3-5}. In ersterer Zelle beginnt sie mit dem inneren linken Nucleus, dann treffen wir erst viel weiter vorn den inneren rechten und dicht bei ihm erst den äußeren linken, dann den äußeren rechten.

Noch größer, als in dieser Gruppe, wird der Abstand in der nächsten, so daß ihr innerer linker Kern dem äußeren der vorigen



Textfig. *k*.

sehr viel näher liegt, als einer dieser Kerne seinem linken äußeren Gruppengenossen. Diese dritte Gruppe, jederseits Nucleus 6 und 7, erstreckt sich über die Zellen d_{5-7}. In ersterer beginnt sie mit dem inneren linken Kern, dann kommt eine lange kernfreie Strecke, es folgt der innere rechte und vor ihm, fast auf gleicher Höhe, der äußere linke und rechte.

Dichter zusammengedrängt erscheint wieder die nächste Gruppe. Sie liegt etwa bei d_8, beginnt mit dem linken inneren, dann folgt der rechte innere und fast nebeneinander der rechte und linke äußere Nucleus.

Gruppe 6 (Nucleus 10 und 11) findet sich etwa bei d_{10}, beginnt mit dem inneren linken, an den sich etwa in gleichen Abständen der innere rechte, der äußere linke und der äußere rechte anschließen. Diese Gruppe läßt sich noch leicht erkennen, die nächst vordere gehört

schon dem durch seinen reichen Zellinhalt schwerer durchsichtigen Vorderende an.

Sie ist die siebente (Kern 12 und 13), liegt in der Gegend von d_{11-12}, beginnt mit dem inneren linken Nucleus, ihm fast gegenüber findet sich der innere rechte, dann folgt eine kleine Lücke und dann, sich wieder fast gegenüberstehend, erst der linke äußere, dann der rechte äußere. Wir sehen hier also die Unterschiede von links und rechts verschwinden. Die Kerne stehen von nun an fast symmetrisch.

Von den schwer zu ermittelnden Gruppen glaube ich hier noch drei wahrgenommen zu haben: die achte in der Höhe von d_{13} in der üblichen Reihenfolge der Elemente innerer linker, innerer rechter Nucleus fast gegenüber, äußerer linker, äußerer rechter, ebenfalls fast gegenüber.

Mit meist derselben Kernfolge, in Fig. 58 etwas abweichend, treffen wir dann etwa bei d_{14} und $_{15}$ die neunte Gruppe (Kern 16 und 17), dabei sind aber die Kerne einander bereits viel näher gerückt als in andern Gruppen, so daß die Kerne fast in einer Querreihe stehen.

Die vordersten Kerne zeigen dies noch deutlicher, die Unterschiede vom linken und rechten sind nicht mehr wahrnehmbar, die Distanz der inneren von den äußeren Kernen ist nur angedeutet.

Ob alle diese 19 Kerne tatsächlich Muskelkernen angehören, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, ich muß darüber noch an Schnittserien nähere Untersuchungen anstellen.

Was nun den Bau der hier besprochenen Zellen betrifft, so sind es langgestreckte, verhältnismäßig schmale Elemente, die sich auf älteren Stadien oft sehr deutlich gegeneinander und gegen die Umgebung abgrenzen. Contractile Elemente habe ich in diesen Zellen zwar nicht wahrgenommen, ich habe jedoch auch einerseits nur an Balsampräparaten untersucht, anderseits spezifische Muskeltinktionen nicht verwendet. Die Kerne dieser Zellen sind in jüngeren Stadien, bis Stadium III, rund, kugelig, blasser, als die der Seitenlinien, haben feinkörnig verteiltes Chromatin und einen kleinen, aber deutlichen Nucleolus. In der Umgebung der Kerne findet sich stets eine Anhäufung etwas dichteren Plasmas. Der Kern selbst füllt an seiner Stelle ungefähr die ganze Breite der Zelle aus, von da an wird dieselbe nach vorn und hinten schmaler. Da nun die nächste Zelle derselben Reihe nicht schon in der Höhe des Kernes der vorhergehenden beginnt, so ist jede Reihe aus dickeren Stücken und dünneren aufgebaut, von denen sich erstere stets in die durch letztere gebildeten Buchten der Nachbarreihen einfügen.

Rhabditis nigrovenosa.

Von diesem unserm letzten Objekt ist das Material hier außer im Winter stets leicht aus *Rana fusca* erhältlich.

Die Totalpräparate, mit Sublimat fixiert und mit Hämalaun gefärbt, waren recht brauchbar. Auf Schnitten zeigten die mit Pikrinessigsäure fixierten Objekte die Zellgrenzen deutlich. Oft aber waren die Kerne nicht so schön erhalten, daß ihre Differenzen mit wünschenswerter Deutlichkeit hervortraten. Dies war dagegen bei Sublimat-Material der Fall, doch fehlten hier die Zellgrenzen im Bilde oft völlig. Im übrigen traten nach der letzteren Behandlung auch die Furchungshöhle usw. deutlicher hervor.

Das Objekt zeichnet sich unvorteilhaft durch die schwer durchlässige Eihülle aus. Dieselbe stört ein rasches Eindringen der fixierenden Flüssigkeit, setzt der Entwässerung recht beträchtlichen Widerstand entgegen und stört oft durch ihre Dicke und Faltenbildung die Klarheit des Bildes.

So mag es wohl sein, daß NEUHAUS' Methode mit Essigsäurekarmin und Glycerin Vorzüge vor der Einschließung in Balsam hat, mit deren Resultaten ich nicht immer zufrieden war.

Das Objekt, etwas kleiner als das vorige, zeigt in der Größe der einzelnen Zellarten geringere Unterschiede, besonders aber in der Beschaffenheit ihres Plasmas auf älteren Stadien ziemliche Übereinstimmung. Es traten daher die charakteristischen Entwicklungsmomente dieser Periode lange nicht so deutlich hervor wie bei *Cucullanus*, doch wird man sie, sobald man nach ihnen sucht, auf Totalpräparaten bald auffinden. Sie sind dort fast ebenso deutlich wie bei der vorigen Form. Auf Schnitten dagegen traten sie recht wenig hervor, fast noch weniger als bei *Pseudalius minor*. Auffallend sind endlich noch die großen Spaltbildungen zwischen den Keimblättern.

Vorgeschichte.

Was die Vorgeschichte betrifft, habe ich eigne Untersuchungen nicht vorgenommen. Ich gebe das Folgende der Vollständigkeit halber nach der ZIEGLERschen Arbeit.

Die Furchung verläuft genau wie bei den übrigen Nematoden (ZIEGLER bezieht sich hier besonders auf die Beobachtungen, die SPEMANN in BOVERIS Institut an *Strongylus paradoxus* gemacht hat). Es findet bis zu dem »Stadium von 30 Zellen (16 Ectoderm-, 4 Ento-

dermzellen, 4 Mesodermzellen, 4 sekundäre Ectodermzellen, ferner die Zelle *G* und die Zelle *D*) keinerlei Einstülpung oder Umwachsung statt«. Erst nach der nächsten Teilung der Ectodermzellen vollzieht sich die Gastrulation, also wenn 32 Abkömmlinge der primären Somazelle vorhanden sind. Es sinken dann nämlich die vier Entodermzellen in die Tiefe, während dieses Vorgangs teilen sich die Mesodermzellen und rücken dann medianwärts zusammen. Nach der nächsten Teilung der S_1-, *C*- und *D*-Zellen tritt dann (Stadium von 64 Zellen im primären Ectoderm) die Einsenkung der hinteren Mesodermelemente ein (unsrer *m* und μ-Zellen). Nach wiederum der nächsten Teilung (es entstehen 128 Zellen im primären Ectoderm) sinken dann auch vermutlich alle übrigen Mesomeren (unsre *st*- und $\sigma\tau$-Zellen) in die Tiefe (von den vordersten Gliedern dieser Gruppe konnte es allerdings nicht mit Sicherheit ermittelt werden). Um dieselbe Zeit, d. h. nach der VII. Teilung der primären Ectodermzellen (= unsrer VIII. Hauptfurchung) wird auch die Genitalanlage eingesenkt, die hier bereits zweizellig ist. Der Vorderdarm ist durch eine Einstülpung im vorderen Teil des Embryo entstanden nach der VIII. Hauptfurchung, also gleichzeitig etwa mit dem Verschwinden der Stomatodäoblasten und der Urgeschlechtszellen.

Schnitte durch Stadien vor diesem Vorgang zeigen uns NEUHAUS' Figuren 1—4. Sie erläutern uns die derzeitigen Verhältnisse des Keimes sehr geschickt. Ist dann endlich auch die Genitalanlage eingesenkt, dann besteht der Embryo außen aus den Abkömmlingen der ersten, dritten und vierten Ursomazelle. In seinem Inneren findet sich die Anlage des Darmes, neben der rechts und links die Descendenz der Zelle *MSt* liegt. Unter dem Mitteldarm liegt symmetrisch das Genitalzellenpaar. Der Darm selbst läßt bereits deutlich Mittel- und Vorderdarm unterscheiden.

Diese Organe sind nun nicht fest verpackt wie bei den bisher besprochenen Formen, sondern es findet sich um den Darm, besonders auf seiner Rückseite, ein spaltförmiger Raum, offenbar Reste der primären Leibeshöhle.

Die Genitalanlage.

In betreff der Genitalanlage habe ich ebenfalls dem von ZIEGLER und NEUHAUS Ermittelten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Die folgenden Sätze dienen also nur der Vollständigkeit. Von früher Zeit her sind die Geschlechtszellen durch ihr dunkleres Plasma kenntlich. Bei ihrer Größe fällt dies noch besonders auf. Der Kern

ist anfangs der größte des ganzen Embryo. Vor den benachbarten ebenfalls großen Entodermkernen zeichnen sich die Genitalkerne besonders dadurch aus, daß ihr Chromatin mehr in groben Brocken angeordnet und nicht so fein verteilt ist wie in jenen. Später allerdings wird die Chromatinverteilung eine diffusere, und es würden so dieselben Verhältnisse erreicht werden wie im Entoderm, wenn sich an dessen Nuclei nicht derselbe Prozeß abspielte. So bleibt ein wenn auch nur geringer Unterschied. Der von Anfang an deutliche Nucleolus wird später außerordentlich groß und dunkel. Dagegen bleibt das Plasma der Zellen völlig homogen. Wie NEUHAUS angibt finden wir von dem Stadium an, wo das Hinterende des Embryo das Kopfende erreicht hat, vier Zellen, die unter sich, soweit ich erkennen konnte, völlig übereinstimmen. Wie die Genitalzellen ursprünglich unter der Mitte des Mitteldarmes (unter der sechsten und siebenten Zelle jeder Entodermreihe bzw. der ursprünglich fünften und sechsten) liegen, so behält die Anlage des Geschlechtsapparates diese Lage im wesentlichen bei noch beim fast reifen Embryo, obgleich sie dann bereits aus zehn oder mehr Zellen aufgebaut ist. Diese Zellen grenzen sich geradlinig voneinander ab, wenigstens sind häufig geradlinige Spalten zwischen ihnen sichtbar, die auf Schrumpfung zurückzuführen sein dürften. Die Gesamtanlage bleibt ventral, doch scheint sie mir nicht genau medial zu liegen sondern nach einer Seite ein wenig verschoben zu sein. Immerhin bezeichnet sie mit ihrer dunklen Zellmasse so deutlich die Bauchgegend, daß wir darin eine wesentliche Unterstützung bei der Orientierung von Totalpräparaten und Schnitten sehen können. Kleine Zellen fand ich ebenfalls auf älteren Stadien um die großen dunkeln Genitalzellen herum, ob sie aber Abkömmlinge dieser letzteren sind wage ich nicht zu entscheiden. Über die weitere Entwicklung des Genitalapparates brauche ich wohl nichts zu sagen. Sie liegt außerhalb des Rahmens unsrer Arbeit, ist außerdem bei NEUHAUS genau behandelt.

Mitteldarm.

Wir gehen jetzt zu den andern Organanlagen über, deren Anordnung wir bereits oben besprachen. Dieselbe wird deutlich illustriert durch die Fig. 6*a*—7 von NEUHAUS. Da wir jedoch jetzt bei dem Stadium angelangt sind, bei dem unsre eignen Studien anheben, seien hier auch die eignen Figuren angezogen. Es zeigt sich nun sofort die große Übereinstimmung zwischen meiner Fig. 72 und NEUHAUS' Fig. 6*a*. Abgesehen davon, daß das Objekt der letzteren nicht

genau frontal getroffen sein dürfte, da die gelb gezeichneten Zellen rechts andern Charakter zeigen als links, und daß die Längsachsen leider Schnitte miteinander einen kleinen Winkel bilden, so daß mein Schnitt hinten etwas tiefer geführt ist als der von NEUHAUS, findet sich noch eine geringe Abweichung im Alter des Objektes. Mein Objekt ist nämlich etwas jünger. Das zeigt sich in folgendem.

Vor den typischen Mitteldarmzellen zeichnet NEUHAUS zwei Zellen ein, von denen er die eine mit der Farbe des Entoderms, die andre mit einer Mischfarbe gibt, offenbar um zu bezeichnen, daß er über die Zugehörigkeit der Zellen zu entscheiden nicht gewillt ist. Die Kerne dieser beiden Zellen sind kleiner als die übrigen des Mitteldarmes und ohne deutlichen Nucleolus. An derselben Stelle finde ich nun auf etwas älteren Stadien als dem meiner Fig. 72 zugrunde liegenden stets zwei Paare von Zellen, von denen das eine dorsal und hinten dem andern auflagert. Diese vier Zellen sind in Fig. 72 noch nicht vorhanden, während die übrigen Zellen des Mitteldarmes sich an derselben Stelle wie später wiederfinden, sondern an ihrer Stelle treffen wir zwei Spindeln. Da nun die erwähnten vier Zellen durch geringere Größe und kleinere Kerne vor den übrigen Entodermzellen ausgezeichnet sind, glaube ich die beiden dorsaler gelegenen von ihnen in den beiden eben besprochenen Zellen aus dem Frontalschnitt 6*a* bei NEUHAUS wiedererkennen zu dürfen. Daraus folgt dann die größere Jugend des mir vorliegenden Objektes ohne weiteres.

Hinter den eben besprochenen zwei (bzw. vier) Zellen schließen sich zunächst zwölf weitere an. Alle sind etwa gleich groß mit gleich großen Nuclei, dann folgen noch vier Zellen, die auf jüngeren Stadien mehr als auf älteren sich von den vor ihnen gelegenen durch kleinere Kerne auszeichnen. Alle diese Kerne, besonders die mittleren, entsprechen der Beschreibung von NEUHAUS, nach der der »Kern der ruhenden Entodermzelle eine gleichmäßig feine Verteilung des Chromatins aufweist und einen starken Nucleolus« besitzt. Letzterer bleibt immerhin kleiner als der der Genitalzellen. Daß der Kern blaß ist, kann ich jedoch nicht anerkennen; ich finde allerdings hauptsächlich auf älteren Stadien nur einen höchst geringen Unterschied zwischen ihm und einem Genitalnucleus. Dagegen ist das Plasma der Mitteldarmzellen allerdings, besonders gegenüber den Genitalzellen, »durch geringe Färbbarkeit ausgezeichnet«.

Betreffend die Zellanordnung im Mitteldarm kann ich, wie Fig. 72

und 74 zeigen, NEUHAUS recht geben, wenn er dieselbe für junge Embryonen folgendermaßen beschreibt. Die Entodermzellen ordnen sich »in vier allerdings unregelmäßigen Reihen an, deren einzelne Glieder teilweise miteinander alternieren, man findet nämlich auf Querschnitten sowohl drei als auch vier und fünf Entodermzellen vor. Unterbrochen wird diese Anlage nur am Beginn des hinteren Körperdrittels an der Stelle, wo die Geschlechtszellen in die Gastrula eingesenkt sind. Dieselben verdrängen hier die ventralen Zellreihen...... In der hinter dieser Stelle gelegenen Region sind, wie Totalpräparate zeigen, nur zwei Zellreihen am Aufbau des Urdarmes beteiligt«. Immerhin muß ich betonen, daß sich die Vierreihigkeit, wie Fig. 74 zeigt, höchstens zwei Zellen weit nach hinten erstreckt. Wir denken jedoch die Zellanordnung präziser so darzustellen: Hinter der den Übergang vom Vorder- zum Mitteldarm vermittelnden Vierergruppe (vgl. das oben S. 41 Gesagte und Querschnitt Fig. 76) schließt sich der übrige Mitteldarm in Gestalt von zwei Zellreihen an, die symmetrisch liegen. Diese Doppelreihe trifft jedoch nicht gerade auf den Vorderdarm, sondern biegt sich etwas ventralwärts aus unter die erwähnte Vierergruppe. Wird nun dieser zweireihige Zellbogen in der Querrichtung des Tieres geschnitten, so versteht sich, daß auf manchen, vielleicht den meisten Schnitten, mehr als zwei Entodermkerne getroffen werden (vgl. Fig. 74). Natürlich ist darum die Darmanlage noch nicht mehr als zweireihig.

Auf diesen jungen Stadien erscheint der Mitteldarm noch »in der Längsrichtung zusammengestaucht«. Seine Zellen zeigen besonders im hinteren Teil im Vergleich zu ihrer Länge eine sehr bedeutende Breite und Höhe (Fig. 74). NEUHAUS hat sehr recht, wenn er betont, daß ein Urdarmlumen, wie es GOETTE beschreibt, sich nicht findet, dagegen trifft man einen deutlichen Raum seit ihrem Entstehen zwischen den bereits mehrfach erwähnten vier ersten Mitteldarmzellen.

Betreffend die Bedeutung dieser vier Zellen, dürfte ein Vergleich mit *Nematoxys* von Vorteil sein. Wir finden sie an der Stelle von dessen zwei ersten Mitteldarmzellen, und wenn wir annehmen, daß sie aus den diesen zwei homologen Elementen durch die in Fig. 72 dargestellte Teilung hervorgehen, so findet sich zwischen den übrigen Zellen beider Arten nach Zahl und Stellung zueinander und zu den Nachbarorganen völlige Übereinstimmung.

Auf dem vorliegenden Stadium mag noch auf den Raum hingewiesen sein, der sich stets deutlich zwischen Mitteldarm und Leibes-

wand findet, sowohl auf queren als auf sagittalen und frontalen Schnitten (vgl. Fig. 72—75 und bei NEUHAUS 6*a*[1], 7, 13—15, 23).

Aus der eben beschriebenen Anlage geht nun der definitive Mitteldarm durch Streckung hervor. Etwas ältere Stadien als das der Fig. 73 — doch auch noch nicht so alte, zeigen das folgende deutlich —, lassen die Anordnung der einzelnen Zellen klarer erkennen. Die vordere ventrale Ausbiegung der Doppelreihe verschwindet, und letztere schließt sich direkt an die vordere Vierergruppe von Zellen mit kleineren Kernen an. Die Elemente der beiden symmetrischen Reihen zeigen nur eine Andeutung von alternierender Stellung, vielmehr stehen sich die zusammengehörigen Nuclei ungefähr gerade gegenüber. Erst auf älteren Stadien tritt das Alternieren mehr hervor. Die Darmanlage wird durch die Streckung freier von den Urgeschlechtszellen, und so treffen wir jetzt über diesen stets in jeder Reihe die vierte und fünfte Zelle (in der Gesamtheit also die siebente bis zehnte, beide Male abgesehen von der vorderen Vierergruppe). Diese Zellen sind denn auch stets dementsprechend dorsoventral niedriger, später auch deutlich länger als die übrigen (vgl. Fig. 69).

Auch für die spätesten intrauterinen Stadien hat NEUHAUS recht, wenn er sagt: »Mit zunehmender Größe des Körpers findet nicht etwa eine entsprechende Vermehrung der Entodermzellen statt, sondern dieselben rücken weiter auseinander, so daß zwei Reihen alternierend aufeinander folgender Zellen entstehen. Die Zellen springen bogenförmig gegen das Lumen vor, so daß das erst kurz vor dem Freiwerden der *Rhabditis* in die Erscheinung tretende Darmlumen einen geschlängelten Verlauf zeigt.« Hierzu möchte ich bemerken, daß das Lumen denn doch beträchtlich früher entsteht als NEUHAUS angibt. Schon auf dem Stadium, wo der Wurm beginnt den dritten Schenkel zu bilden, ist es als feiner Spalt zwischen beiden Entodermreihen sichtbar (vgl. Fig. 78). Ferner zeigt die Schlängelung einen sehr verschiedenen Charakter. Im ersten Falle entspricht sie völlig der bei *Cucullanus* beschriebenen gestreckten Zickzacklinie, wobei auf

[1] In bezug auf Fig. 6*b* bei NEUHAUS ist zu sagen, daß die vor den Urgeschlechtszellen bis zum Oesophagus gelegenen Elemente nur zum Teil vom dorsalen Schnitt in diesen herabragende Mitteldarmzellen sein dürften, zum andern Teil dagegen dem kleinzelligen ventralen Material zuzurechnen sind. Dagegen dürften die letzten in der Verlängerung des Mitteldarmes dunkelblau eingetragenen Blastomeren besser hellblau sein. Wenigstens ist es mir nie gelungen dorsal von den Mitteldarmzellen zwischen ihnen und den Ectodermzellen auf diesem Stadium andre Elemente aufzufinden.

jeden Zellkern ein Winkel kommt, etwa Fig. 69. Im zweiten Fall zeigt sich bedeutendere Schlängelung mit steileren Kurven, von denen manchmal bereits zwei auf eine Zelle kommen (Fig. 70). Im dritten Falle gewinnen wir den Eindruck, als ob die einzelnen Zellen mit oft verzweigten Zotten, von denen an jeder Zelle zwei große auffallen, in das Lumen vorsprängen. Wie jedoch der Schnitt Fig. 81 zeigt, handelt es sich in der Tat nicht um Zotten, sondern das noch immer in der transversalen Dimension viel ausgedehntere (bandförmige) Darmlumen schneidet aus den Zellen leistenartige Vorsprünge aus, die in der Seitenansicht das Bild von Zotten vortäuschen. Es läßt sich die starke Schlängelung des Lumens auch auf Querschnitten deutlich erkennen, vgl. Fig. 79 *c*. Mag auch der Contractionszustand des Wurmes von Bedeutung bei dieser Erscheinung sein, so spricht doch der Umstand, daß die kürzeren jungen Embryonen stets den geringsten Grad von Schlängelung zeigen, während man sie in den langen fast erwachsenen und erwachsenen Embryonen stets kräftig ausgebildet trifft, dafür, daß hier eine physiologische Einrichtung sich mit dem Heranreifen des jungen Organismus mehr und mehr vervollkommnet.

Der Kern der Mitteldarmzellen liegt auf diesem Stadium meist an der Basis der stärksten vorspringenden Leiste. Was seine feinere Struktur betrifft, so ist zu bemerken, daß er mit dem Heranreifen der Larve dunkler wird. Er ist auf Stadien wie Fig. 77 durch seine Färbung kaum von den Geschlechtskernen zu unterscheiden. Sein Nucleolus hat sich bedeutend vergrößert, wie ein Vergleich etwa von Fig. 80 und Fig. 74 oder 77 leicht erkennen läßt. Auch hierin besteht größte Ähnlichkeit mit den Genitalnuclei. Endlich hat sich auch das Plasma beider Zellarten in gleicher Richtung insofern verändert, als auch das der Mitteldarmzellen viel dunkler geworden ist. Immerhin erreicht es die Tinktionsfähigkeit der Geschlechtsanlage nicht annähernd, und der Unterschied junger und alter Stadien ist bei weitem nicht so groß wie bei *Nematoxys ornatus*.

Noch ein andrer Punkt unterscheidet das Plasma der Darmzellen von dem der Geschlechtsanlage. Während dieses sich wie auch beim erwachsenen Tiere der andern Generation stets völlig gleichmäßig färbt, läßt sich bei jenem eine gewisse Struktur erkennen. Wie bei allen Nematoden liegt der Kern der Mitteldarmzelle an der Wand nach der symmetrischen Zellreihe zu, etwa in ihrer Mitte. Von hier aus strahlen wie bei *Nematoxys* Stränge dunkleren Plasmas in die Zelle aus. Dieser Umstand ist insofern besonders günstig, als so auf

Schnitten die Stelle dunkelsten Plasmas den Ort bezeichnet, wo man das Darmlumen zu suchen hat, und dieses sich in der dunkeln Umgebung besonders gut abhebt.

Endlich ist noch eine Differenzierung zu erwähnen. An völlig erwachsenen Embryonen bemerkt man an der Innenseite der Darmzellen gegen das Lumen zu eine deutliche cuticulaartige Differenzierung, die auf dem Querschnitt als Ring das Lumen umgibt. Ob es sich hier um eine Cuticula, Stäbchensaum oder etwas andres handelt, konnte ich bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht ermitteln.

Endlich müssen wir noch, wie es unsre Gewohnheit ist, die Beziehungen des Mitteldarmes zur Leibeswand usw. erwähnen. Daß die Lage der einzelnen Zellen gegenüber der Genitalanlage noch dieselbe ist wie auf ganz jungen Stadien, lehrt Fig. 69. Im übrigen finden wir die entsprechenden Verhältnisse wie bei den übrigen Formen. Auf jungen Stadien liegt im Frontalschnitt, zwischen Mitteldarm und der großkernigen äußersten Zellenschicht jederseits noch eine kontinuierliche Reihe Zellen, sie fehlt hier auf älteren Stadien. Umgekehrt zeigt Fig. 74 für jüngere Stadien keine kleinen Kerne über dem Mitteldarm. Sie finden sich in etwas älteren Embryonen. Die Entstehung dieser Verhältnisse wird wie sonst im letzten Abschnitte ihre Erledigung finden.

Stomatodäum und Proctodäum.

Daß ich auch bei dieser Art Vorder- und Enddarm nicht bespreche erklärt sich aus der besonderen Schwierigkeit der Beobachtung an diesen Körpergegenden. Ich teile hier nur kurz mit, daß ich mich an einigen Embryonen überzeugt habe, daß auch bei ihnen im Vorderdarm die Kerne stets typisch dieselben sind.

Da mir jedoch eine Übereinstimmung mit den bei *Cucullanus* erhobenen Befunden nicht ins Auge sprang, würde bei eingehenderer Besprechung ein Vergleich beider Arten wünschenswert gewesen sein, was wiederum eine genaue Untersuchung des Nematodenoesophagus überhaupt vernotwendigt hätte. An diese möchte ich aber meine Zeit nicht wenden, da bereits andre Forscher uns eine eingehende Besprechung dieses Organs verheißen haben.

Ectoderm und Mesoderm.

Die Bildung der Leibeswand spielt sich wie bei den andern Nematoden ab. Fig. 65 zeigt die sechs Dorsalreihen, immerhin in schon recht geschwollenem Zustand an einem Totalpräparat. Die Bildung

der unpaaren Mittelreihe, die genau wie bei *Cucullanus* und *Nematoxys* verläuft, zeigen Fig. 66 und 67, und zwar Fig. 66 ein Stadium, in dem alle Kerne mediodorsal liegen. Wir erkennen, daß dieser Vorgang hinten eher sich vollzieht als vorn. So würden wir auch an einem wenig älteren Stadium hinten die Kerne fast an ihren Platz gelangt sehen, dagegen vor der kleinen Zelle *b* und *β* noch in der Rückenmitte. Erst Fig. 67 zeigt auch die drei nächstvorderen Nuclei an ihren definitiven Ort verschoben. Wir sehen hier auch noch die andern vier Reihen, wenigstens teilweise und erkennen, wie die ursprünglich seitlich gelegenen mehr und mehr nach abwärts rücken. Bei wenig älteren Embryonen ist dann die Ventralreihe vom Rücken aus nicht mehr sichtbar.

Interessant ist es auf diesen Figuren die Verhältnisse im vorderen Körperteil zu verfolgen. Wenn auch nicht so deutlich wie bei *Nematoxys* so sehen wir doch auch hier besonders vorn die großen Zellen nicht in geschlossenen Reihen auftreten, sondern erst nach und nach, andre Elemente in die Tiefe drängend, sich zu einheitlicher Schicht zusammenfügen. Sind dann endlich auch die ventralen Zellen beider Seiten zur Berührung gelangt, so ist dieser Vorgang abgeschlossen, und ein wenig älteres Stadium zeigt uns in der Seitenansicht bereits die gewohnten Verhältnisse und beiderseits schon die kleinzelligen Reihen (Fig. 68).

Betrachten wir die Schnitte, so illustrieren auch diese den ganzen Vorgang mit größter Deutlichkeit. In Fig. 75 ist die Verschmelzung der Mittelreihen bereits vollendet, dagegen die ventrale kleinzellige Rinne noch deutlich erhalten. Über ihren obersten Elementen treffen wir die Kerne der Dorsalreihe. Etwas jüngere Verhältnisse zeigt uns in dieser Beziehung noch Fig. 72, in der der Dorsalkern fast in der Mitte seines Feldes liegt, also sich gerade auf der Überwanderung befindet. Die Zellen der Ventralreihen liegen noch weit auseinander, das kleinzellige Material der Bauchseite daher noch frei zutage. Die Figurenfolge 75—78 zeigt nun einerseits deutlich die Annäherung der Ventralzellen aneinander und ihren endlichen Zusammenschluß, anderseits die Ablösung der dorsalen kleinzelligen Streifen von der ventralen Rinne und das Überwandern der großen Dorsalkerne in die Seitenfelder. Da dieser Vorgang schon dreimal mehr oder weniger ausführlich besprochen wurde, verzichten wir hier wohl auf eine genaue Erörterung und beschränken uns auf eine kurze Figurenerklärung, der wir einige kurze Anmerkungen zu der NEUHAUSschen Arbeit anschließen werden.

Fig. 75 und 76 sind Schnitte durch die Gegend vor den Geschlechtszellen und zwar Fig. 76 durch die vorderste (Vierer-) Gruppe des Mitteldarmes. Die andern Querschnitte sind durch die Genitalregion geführt. Auch die Frontal- und Sagittalschnitte zeigen uns die gewohnten Bilder. Schnitt 72 von einem jungen Embryo läßt jederseits vom Darm noch die Reihe der kleinen Zellen erkennen, den seitlichen Teil der kleinzelligen Rinne. Später sind diese Zellen nach oben gestiegen. So fehlen sie dann auf Schnitt 73 zwischen Mitteldarm und Leibeswand. Die Figur stellt einen Schnitt durch den vorderen Teil eines Stadium II dar, der frontal von oberhalb der Mundöffnung etwas schräg nach hinten unten geführt ist. Er verläuft dementsprechend vorn mehr dorsal durch den Darm (durch das obere Zellpaar der Vierergruppe), in der Mitte mehr ventral.

Genau dem Gesagten entsprechend zeigt Fig. 74 als Sagittalschnitt durch ein junges Stadium überhaupt keine Kerne über den Mitteldarmzellen, wie das unserm Befund an den andern Arten ja auch durchaus entspricht. Entsprechende Schnitte durch ältere Stadien würden über dem Mitteldarm die kleinen Zellen der Muskelbänder aufweisen.

Gehen wir nun zu NEUHAUS. Wir haben zunächst die Querschnitte Fig. 5*b*, 5*c* und 8 zu besprechen als Schnitte durch den entodermhaltigen, mittleren Körperteil. Bei Fig. 5 als einem sehr jungen Stadium haben wir noch sechs Reihen großer dorsaler Zellen, wie dies besonders in 5*c* deutlich hervortritt. Schon die Gesamtform des Schnittes zeigt, daß er nicht genau quer geraten ist. Das beweist in Fig. 5*b* auch die Entomerenzahl im Vergleich mit Fig. 7. Es ist daher nicht wunderbar daß in Fig. 5*b* die großen Ectodermzellen in der Zahl von acht getroffen sind. In Fig. 8 sehen wir wieder deutlich, daß die dorsalen Zellen größer sind. Auch dies zeigt als junges Stadium noch die paarige Dorsalreihe und die unaufgelöste kleinzellige Rinne. Über Fig. 6*a* im Vergleich mit unsrer Fig. 72 brauche ich wohl nichts mehr zu sagen. Daß unten schon kleinzelliges Material getroffen ist, dürfte an der Schnittrichtung liegen. Übrigens sind auch die Kerne der ventralen Rinne ihrer Größe nach vor ihrer letzten Teilung, wie ja auch teilweise in unsrer Fig. 72. Dagegen habe ich gegen die Farbengebung in Fig. 6*b* doch große Bedenken. Nach der Beschreibung, die wir oben von der Mitteldarmanlage gegeben haben, ist es ausgeschlossen, daß die hellblau dargestellten Zellen entodermal sind. Sie gehören größtenteils der Rinne an, wären also zum Teil dunkelblau, größtenteils sogar gelb zu geben.

Fig. 7 zeigt ein sehr junges Stadium, jünger als unsre Fig. 74. Dementsprechend sind die Dorsalreihen noch nicht ausgewandert und man sieht deutlich, daß die Differenzierung der großen Zellreihen hinten zuerst am stärksten ist. Die dunkelblaue Einzeichnung der Elemente unter dem Mitteldarm entspricht unsrer Auffassung nicht. Die Fig. 13, 14 und 15 sind optische Schnitte. 14 und 15 machen uns auch keine Schwierigkeit. Wir sehen hier deutlich die Muskelkerne dorsal vom Darm gelegen, wenn auch nicht alle eingezeichnet sind. In Fig. 14 sehen wir weniger Muskelkerne, wohl weil bei dem jüngeren Stadium die Kerne eben noch nicht so weit medianwärts verschoben sind, um in einem Sagittalschnitt durch das Entoderm alle sichtbar zu werden. Fig. 13 dagegen macht mir Schwierigkeit; denn wenn auch die stark zweireihige Anordnung der Mitteldarmzellen, bei einem so jugendlichen Stadium für einen beträchtlichen Einschlag frontaler Richtung spricht, so genügt das doch nicht um das Bild zu erklären.

Die Auffassung aller dieser Figuren ist jedoch eine völlig von der unsrigen abweichende. Die großen Ectodermkerne sind offenbar übersehen, die kleinen Kerne aber als solche gedeutet worden. Daher überrascht uns denn nachher auch mit einem Male die Muskulatur, ohne daß wir recht wissen, wo sie eigentlich herkommt, wenigstens im mittleren Körperteil, dem offenbar keiner der den Fig. 18 bis 24*b* zugrunde liegenden Schnitte angehört. So sind auch in Fig. 27 die schmalen langgestreckten Kerne nicht als Muskelkerne gedeutet, sondern als degenerierende Ectodermkerne.

Zellanordnung im Ectoderm.

Nach diesem Exkurs wenden wir uns wieder der näheren Zellanordnung zu und beginnen mit den Längslinien Fig. 68. Die Verhältnisse liegen hier fast genau wie bei den andern bisher beschriebenen Formen. Wir finden drei Kernreihen. In den beiden lateralen und ventralen liegen die Kerne symmetrisch, in der Dorsalreihe alternierend. Dadurch haben wir wieder eine Seite auf der die Kerne der Dorsalreihe über denen der Ventralreihe und eine wo sie über denen der Lateralreihe stehen (also Schema *a* und *b* wie bei *Cucullanus*). Ersteres ist stets auf der linken, letzteres auf der rechten Seite der Fall. Allerdings sind diese Verhältnisse auch hier wieder nicht so deutlich, da die Dorsalkerne nicht in der Mitte der seitlichen Zellgrenze liegen. Bezeichnen wir nun wieder die vorderste Lateralzelle als l_{10}, so treffen wir zwischen l_5 und $_6$ einen kleinen Kern,

hinter l_1 findet sich dann eine Lücke, wo wir wie bei *Nematoxys* die Zelle l_0 der *Cucullanus*-Larve vermissen. Endlich findet sich dicht vor dem Schwanzende noch eine paarige Lateralzelle. In den Ventralreihen liegen jederseits die Kerne g_{10-8} medioventral ziemlich dicht hintereinander. Dann folgen die Zellen g_{7-0} jede hinter der gleichzifferigen Lateralzelle gelegen, nur natürlich g_0 nicht, da wir l_0 vermissen. Auch in der Dorsalreihe finden wir Abweichung von *Cucullanus* und Übereinstimmung mit *Pseudalius* und *Nematoxys*. Es liegen nämlich nur die ersten sieben Kerne mediodorsal, Kern 20 bis 14. Der erste im Seitenfelde gelegene Dorsalkern ist also d_{13} und zwar liegt er rechts wie alle d-Kerne mit ungeradem Index, während die Kerne mit geradem Index sich über den Ventralkernen, also links finden[1]. Über dem kleinen Kern β liegt also d_{10}, wie bei allen andern Formen. Die sieben vordersten Kerne liegen nun auch auf ihrer Strecke nicht gleichmäßig verteilt, sondern der erste liegt unmittelbar an der Mundöffnung bei jungen Stadien. Es folgen dann nach einer kurzen Lücke dicht gedrängt die nächsten vier, so daß es oft selbst mit starken Vergrößerungen schwer ist sie alle zu erkennen. Dann treffen wir eine auffallende Lücke und nun folgen noch zwei mediodorsale Kerne, die zwar auch einander nahe stehen, jedoch ohne irgend wie den Eindruck bedrängenden Raummangels zu machen. Dieselbe Kernanordnung kann man ja auch bei *Nematoxys* und *Cucullanus* (Fig. 13) finden und hier wie dort bleibt sie durch alle Stadien erhalten. Hinter der 22. Dorsalzelle d_{-1} und den Zellen g_0, γ_0, l_{-1} und λ_{-1} bilden wieder vier unpaare Zellen den Abschluß.

Auch die Beziehungen der inneren Organe zum Ectoderm sind insofern dieselben, als sich die Afteröffnung zwischen g_1 und γ_1 findet. Die heranwachsende Geschlechtsanlage breitet sich natürlich später zwischen mehrere Ectodermzellen aus.

Die Kerne der Seitenfelder gehören auch hier zu den größten des Embryo, trotz der Mitteldarm- und Geschlechtskerne. Dabei sind

[1] Dies Gesetz, daß die Dorsalkerne mit geradem Index links, die mit ungeradem rechts stehen, habe ich fast überall bestätigt gefunden. Dagegen war die Stellung der letzteren über den Lateralkernen und die der ersteren über deren Zwischenräumen oft undeutlich, schien sogar manchmal bei *Nematoxys* dem umgekehrten Verhalten Platz zu machen (vgl. Fig. 57*a*). Doch muß ich bemerken, daß bei der Undeutlichkeit der Zellgrenzen wohl ein Fehler untergelaufen sein kann, daß die Zellgrenzen möglicherweise weit schräger nach vorn unten verlaufen. Immerhin erscheint mir auch die Lage der Dorsal- zu den Lateral- und Ventralkernen, wie sie oben angegeben wurde, die normale zu sein. Über die vorkommenden Varietäten siehe unten.

aber wieder wie bei *Nematoxys* die Kerne der Lateralreihe beträchtlich größer als die der Dorsal- und Ventralreihen, die untereinander gleich sind. In den Kernen finden sich sehr große Nucleoli. Das Chromatin ist fein verteilt. In den Zellen findet sich das Plasma in der Nähe der Kerne verdichtet, genau wie bei *Cucullanus*.

Was nun die Muskulatur betrifft, so sehen wir mit der Streckung der einzelnen Elemente ein Aufstreben peripheriewärts Hand in Hand gehen (vgl. die Schnitte). Es bilden sich dieselben vier Bänder aus wie bei allen bisher beschriebenen Nematoden und in denselben können wir genau wie bei *Pseudalius* und *Nematoxys* die meromyare Anordnung deutlich erkennen. Dieselbe stimmt sogar in allen Einzelheiten mit der jener beiden Formen überein, wie sie bei *Nematoxys* eingehend geschildert wurde.

Die Kerne sind kleiner als die der großen Zellen, mit deutlichem Nucleolus versehen und meist auf späteren Stadien entsprechend der Längsachse des Tieres gestreckt.

Auf den Schnittbildern können wir, da ich auch hier keine vollständige Serie gebe, uns nur davon überzeugen, daß die Zellanordnung in ihren Grundzügen dieselbe bleibt wie auf jüngeren Stadien. Wir finden nur dieselben Abweichungen wie bei den übrigen Formen, die deutlichere Isolierung der einzelnen Organe und die durch die Streckung bedingte relative Kernarmut der Schnitte. So zeigen uns die Schnitte Fig. 79 auf dem ersten Schnitt zwei Dorsalkerne und einen angeschnittenen Lateralkern, auf dem zweiten den Hauptteil des letztgenannten Nucleus und erst auf dem dritten den gegenüberliegenden Lateralkern und zwei Ventralkerne sowie wieder einen Dorsalkern. Auch treffen wir nicht in jedem Muskelfeld auf jedem Schnitt einen Kern und gar im Mitteldarm nur einen einzigen Nucleus auf der ganzen Strecke. Unter dem Mitteldarm finden wir hier den Anfang der Genitalanlage.

Fassen wir die Tatsachen, die jetzt ermittelt sind, noch einmal zusammen und zwar

1) das von andern und uns über die Furchung Ermittelte.

a) Die Furchung stimmt bei allen bisher daraufhin untersuchten Nematoden bis ins Detail überein.

b) Unter den Blastomeren lassen sich schon sehr früh organbildende Bezirke oder Zellen erkennen und zwar bereits vom achtzelligen Stadium an.

c) Die Furchung führt zur Bildung eines Zellmaterials von etwa 450—500 Elementen. Es folgt dann eine Pause, in der Zellteilungen kaum wahrgenommen werden.

d) Durch Umlagerung (Gastrulation der Autoren), die während oder erst nach der Furchung sich vollziehen kann, wird dies Material so angeordnet, daß die Darmanlage von der äußersten Zellschicht noch durch eine dorsal offene ebenfalls einschichtige Zellrinne getrennt wird.

2) Über die Organogenese konnten wir das Folgende ermitteln.

a) Es geht das definitive Epithel der Körperoberfläche nur aus sechs Längsreihen von Zellen hervor, die im mittleren und hinteren Teil des Dorsum gelegen sind. Eine Zellvermehrung findet dabei nicht statt.

b) Die Zellkörper und Kerne dieser Zellen rücken in die Längslinien, besonders in die Seitenfelder.

c) Außer den ventralen und vordersten Zellen der ursprünglichen äußeren Körperbedeckung werden bei der Ausbildung des definitiven Epithels noch einzelne Zellen in die Tiefe verschoben, die dem Bereiche der epithelbildenden Zellen angehören.

d) Aus den beiden seitlichen Teilen der Rinne differenzieren sich die vier Muskelbänder, dabei steigen die dorsalen unter den Epithelkernen hindurch auf den Darm. Die Anordnung der Muskulatur der jungen Larve ist meromyar.

3) Es zeigt sich eine hochgradig determinierte Entwicklung.

a) Es entsteht eine Larve, die in allen bisher untersuchten Organen die Zellen in für alle Individuen genau gleicher Zahl und Anordnung zeigt.

b) Diese Anordnung stimmt in einigen Organen auch bei verschiedenen Arten annähernd überein.

Rostock, im Juli 1906.

Literaturverzeichnis

gebe ich hier nicht (vgl. das des I. Teiles, Bd. LXXXI), ein ausführlicheres wird am Schlusse des embryologischen Teiles folgen.

Erklärung der Abbildungen.

Betreffend die Zeichenerklärung siehe den ersten Teil der Arbeit Bd. LXXXI.

Tafel I.

Pseudalius minor. Vergr. 880/1.

Fig. 35 u. 36 Sublimat, Alaunkarmin. Fig. 37—49 Sublimat, Hämalaun.

Fig. 35. Die Kerne der Leibeswand im mittleren Teile eines jungen Embryo. *a*, von links spiegelbildlich, *b*, von rechts. Die medialen Kerne jedes Muskelbandes und die Kerne der ventralen Mittellinie sind nur mit dem Kontur gegeben. Eingetragen sind ferner die Dorsal- und Ventralkerne des Vorderendes in *a*; in *a* und *b* die Ectodermkerne des Hinterendes, in *a* (auspunktiert) die Zellen und Kerne der linken Mitteldarmreihe und die linke Urgeschlechtszelle.

Fig. 36. Kerne der Leibeswand im mittleren und hinteren Körperteil vom Rücken. Von den Ectodermkernen sind die der Dorsalreihen voll eingezeichnet, in denen der Lateralreihen ist nur das gröbere Chromatin eingezeichnet, von den Ventralkernen ist nur der Kontur gegeben.

Fig. 37. Sagittalschnitt durch ein der Fig. 35 entsprechendes Stadium.

Fig. 38. Frontalschnitt durch ein ganz junges Stadium.

Fig. 39. Frontalschnitt durch den mittleren Körperteil eines etwa Fig. 35 entsprechenden Embryo.

Fig. 40. Sagittalschnitt durch einen Embryo, der mit Fig. 38 im Alter übereinstimmt.

Fig. 41. Frontalschnitt (Tangentialschnitt) durch die Stelle stärkster Krümmung eines im Alter Fig. 36 entsprechenden Embryo.

Fig. 42. Querschnitt durch ein jüngeres Stadium als das der Fig. 38. Die punktierten Kerne liegen in andrer optischer Ebene.

Fig. 43. Querschnitt durch ein mit Fig. 38 gleichalteriges Stadium, die punktiert gegebenen Kerne liegen in andrer optischer Ebene als die ausgeführten.

Fig. 44. Querschnitt durch die Gegend der Urgeschlechtszellen eines wenig älteren Stadiums.

Fig. 45. Querschnitt durch einen Embryo vor Vereinigung der Ventralreihen.

Fig. 46. Querschnitt durch ein wenig älteres Stadium (etwas jünger als das der Fig. 35).

Fig. 47. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo als der Fig. 35 Stadium II). *a*, Schnitt durch die Urgeschlechtszellen; *b*, Schnitt durch die Excretionszelle.

Fig. 48. Querschnitt durch ein Stadium III.

Fig. 49. Querschnitt durch ein Stadium IV. *a*, sämtliche in einen Schnitt fallende Bilder; *b*, Schnitt durch die Urgeschlechtszellen.

Cucullanus elegans, Fig. 50 u. 51. Vergr. 1100/1.

Fig. 50. Embryo von der Rückseite nach der IX. Hauptfurchung vor Beginn der X. Essigsäure, Alaunkarmin.

Fig. 51*a*. Embryo während der X. Hauptfurchung (Beginn). Ebenso.

Fig. 51*b*. Embryo gegen Ende der X. Hauptfurchung. Ebenso.

Tafel II.

Nematoxys ornatus, Fig. 52—64. Vergr. 420/1.
Sublimat, Hämalaun.
Fig. 52—58 Totalpräparate.

Fig. 52. Embryo im ersten Beginn der Verschmelzung der Dorsalreihen. Spiegelbild der Dorsalansicht, rot Kerne der Unterseite, die zu den Dorsalreihen gehören.

Fig. 53. Die gleiche Ansicht eines wenig älteren Stadium.

Fig. 54. Spiegelbild der Rückseite eines Embryo bei fast vollzogener Vereinigung der Dorsalreihen.

Fig. 55. Ein gleiches Stadium von der rechten Seite.

Fig. 56. Embryo bei fast beendeter Umwachsung des kleinzelligen Materials durch die großen Zellen. Dorsalansicht spiegelbildlich. Ein Frontalschnitt ist rot eingetragen.

Fig. 57*a*. Die Kerne der Leibeswand eines Embryo nach Vollendung der Umwachsung. Die Kerne der rechten Seite sind rot eingetragen. Die Muskelkerne des Vorderendes und des rechten subventralen Streifens sind nicht gezeichnet, ebensowenig die Kerne des Ectoderms auf der rechten Seite des Schwanzes. Fig. 57*b*. Optischer Medianschnitt durch dasselbe Objekt. Im Vorderende sind die Organe nur angedeutet.

Fig. 58. Embryo des Stadium II. Kerne der rechten Seite der Leibeswand. Die Kerne des ventralen Muskelfeldes sind nicht eingetragen. Im dorsalen sind die Muskelkerne der medialen Zellreihe nur mit der Kontur wiedergegeben.

Fig. 59—64 Schnitte.

Fig. 59. Medianschnitt durch ein etwa mit Fig. 53 gleichalteriges Stadium. Alle Kerne des Mitteldarmes sind in den Schnitt projiziert. Die Kerne der inneren Organe im Vorderende halb schematisch.

Fig. 60. Frontalschnitt durch die Gegend der Urgeschlechtszellen bei einem etwa gleichalterigen Embryo. Unten ist eine ventrale Region des Vorderendes mit getroffen.

Fig. 61. Querschnitt durch ein etwa Fig. 56 entsprechendes Stadium. Gegend der Urgeschlechtszellen.

Fig. 62. Querschnitt durch ein fast mit Fig. 58 gleichalteriges Stadium.

Fig. 63. Querschnitt durch einen Embryo, der sich zum drittenmal einzukrümmen beginnt.

Fig. 64. Querschnitt durch ein Stadium IV. Alle vier Durchschnitte. Reihenfolge von vorn nach hinten wie die Größe.

Fig. 82 siehe unter Tafel III.

Tafel III.

Rhabdonema nigrovenosum. Vergr. 680/1.
Sublimat, Hämalaun.
Fig. 65—71 Totalpräparate.

Fig. 65. Embryo vor Beginn der Verschmelzung der Dorsalreihen vom Rücken.

Fig. 66. Gleiche Ansicht eines Embryo während dieses Vorganges.

Fig. 67. Spiegelbild der Dorsalansicht eines Embryo nach fast beendigtem Vorgang der Umwachsung.



Fig. 68. Etwas älterer Embryo von der rechten Seite. Kerne der Leibeswand (die der linken Seite rot). Von den Muskelkernen sind nur die des rechten dorsalen Bandes hinter dem Vorderende eingetragen. Im Vorderende sind die Ectodermkerne der linken Seite weggelassen. Die Muskelkerne der medialen Zellreihe sind nur mit der Kontur gezeichnet.

Fig. 69. Sämtliche Kerne des Mitteldarmes bei einem Embryo, der bereits frei im Uterus war. Seitenansicht.

Fig. 70, 71. Das Darmlumen zweier ausgewachsener Embryonen von der Seite.

Fig. 72—81 Schnitte.

Fig. 72. Frontalschnitt durch den Mitteldarm eines Embryo, der mit dem Objekt der Fig. 66 etwa gleichaltrig war.

Fig. 73. Gleicher Schnitt, besonders durch das Hinterende eines etwa mit Fig. 68 gleichalterigen Embryo.

Fig. 74. Fast medianer Schnitt. Embryo etwas älter als der der Fig. 72.

Fig. 75. Querschnitt eines etwa gleichalterigen Embryo.

Fig. 76. Querschnitt durch das Vorderende des Mitteldarmes bei einem etwas älteren Objekt.

Fig. 77. Querschnitt eines Embryo, der etwas älter als der der Fig. 68.

Fig. 78. Querschnitt eines Stadium II/III.

Fig. 79, 80. Drei aufeinander folgende Querschnitte fast erwachsener Embryonen.

Fig. 81. Frontalschnitt durch den Mitteldarm eines erwachsenen Embryo.

Fig. 82. Des Raumes halber auf Tafel II untergebracht. Reife Embryonen in gleicher Vergrößerung. *a. Cucullanus elegans*, *b*, *c*, *Pseudalius minor*, *d*, *Nematoxys ornatus*, *e*, *Rhabdonema nigrovenosum*.

Die Entwicklung der Ringelnatter (Tropidonotus natrix Boie) nach Ausbildung der Falterform bis zur Erhebung des Proamnios.

Von

Theodor Viefhaus.

(Aus dem anat. und zool. Institut der Königl. Univ. Münster i. W.)

Mit Tafel IV—VI und 3 Figuren im Text.

A. Technische Behandlung des Materials und Untersuchungsmethode.

Die vorliegende Abhandlung wurde auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ ausgearbeitet als Fortführung seiner Untersuchungen über die Gastrulation bei der Ringelnatter[1]. Es stand mir dazu durch die Güte des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ ein sehr vollständiges und reichhaltiges Embryonenmaterial zur Verfügung, welches von ihm selbst in Greifswald gesammelt und präpariert worden war. Über die Methode der Fixierung und Konservierung des Materials macht er in seiner zitierten Abhandlung im wesentlichen folgende Mitteilungen.

Die Nattern wurden lebend und frisch gefangen in sein Greifswalder Laboratorium gebracht und gleich nach Empfang mit Chloroform abgetötet. Dann wurden sofort die Eier herausgeschnitten und teils in Eisessigsublimatlösung, teils in ZENKERscher Flüssigkeit fixiert. Nach etwa 12—24 Stunden wurden von ihm die erweichten Eischalen entfernt, die Keimscheiben freipräpariert und vom Ei abgelöst. Darauf kamen die Keimhäute zum Härten in Alkohol von allmählich ansteigender Konzentration. Um die äußerst zarten und leicht einreißenden Embryonen ungefährdet nach Münster transportieren zu können, wurden sie einzeln in Celloidin eingebettet und die einzelnen

[1] E. BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* Boie) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.



Celloidinblöcke sorgfältig mit Watte in weithalsigen Flaschen in 80 %igem Alkohol verpackt.

In diesem Zustande erhielt ich das Material zur weiteren Präparation.

Alle Untersuchungen und Präparationen wurden im zoologischen Institut der Kgl. Universität zu Münster vorgenommen unter der Leitung und mit Unterstützung des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ.

Zunächst mußten die Embryonen von dem Celloidin befreit werden. Zu diesem Zwecke wurden sie in eine Flüssigkeit gebracht, die aus gleichen Teilen Äther und absolutem Alkohol bestand. Nachdem der Ätheralkohol einigemal erneuert worden war und mehrere Tage eingewirkt hatte, kam das Material in Jodalkohol, um es von den Sublimatniederschlägen zu befreien.

Es sei an dieser Stelle von vornherein bemerkt, daß nach ihrer Befreiung aus der Celloidineinbettung die Embryonen mit der größten Behutsamkeit behandelt werden mußten. So wurde jedesmal, wenn die Behandlung des Materials mit einer neuen Flüssigkeit nötig war, die alte Flüssigkeit mittels einer kleinen Glasspritze abgesogen und dann die neue Flüssigkeit vorsichtig aufgegossen. Auch wurden die Schalen mit den Embryonen möglichst vor Bewegung und Erschütterung bewahrt, um zu verhüten, daß die empfindlichen Keimscheiben durch Reibung und gegenseitigen Druck Schaden nahmen. Selbstverständlich war das Material auf mehrere größere Schalen verteilt, so daß die Keimscheiben niemals übereinander lagen. Wenn trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln noch hier und da infolge der nicht ganz zu umgehenden Erschütterung der Schalen und besonders infolge der bei den späteren Untersuchungen notwendigen Berührung der Embryonen mit Spatel und Pinsel geringe Beschädigungen und Risse vorkamen, so erklärt sich das durch die außerordentlichen Zartheit und Empfindlichkeit der Keimhäute dieser Stadien.

Nachdem das Material mehrere Tage in Jodalkohol gelegen hatte, wurden die dieser Abhandlung zugrunde liegenden Embryonen herausgesucht, in besondere Schalen gebracht und dort in 70—80 %igem Alkohol aufbewahrt. Diese Durchsuchung des sehr reichhaltigen Materials — es bestand aus mehreren Hundert Embryonen — wurde wiederholt sowohl makroskopisch als auch mit der Lupe vorgenommen, damit ich nur ja keines von diesen seltenen Stadien übersah. So kamen als Material zu der vorliegenden Abhandlung etwa 30 Stadien zusammen, von denen allerdings noch einzelne etwas beschädigte oder wenig instruktive Exemplare ausschieden.

In Anbetracht der kurzen Dauer dieser Stadien — es sind ja Übergangsstadien von der Falterform zu den Stadien mit ausgebildeter Medullarfurche — und ihrer dadurch bedingten Seltenheit kann dieses Material von 28 Keimhäuten als sehr reichhaltig bezeichnet werden.

Zunächst untersuchte ich nun die einzelnen Embryonen in ungefärbtem Zustande auf dunkler Unterlage in Alkohol mit der LEITZschen Präparierlupe, Vergr. 20, und zwar bei günstigem Tageslicht, da dasselbe im Gegensatz zu dem grellen Auerlicht die zarte Plastik der Embryonen am schönsten hervortreten läßt. Dabei zeichnete ich von den am meisten instruktiven Formen 22 Flächenbilder, darunter vier Unterseitenbilder (vgl. die Tafeln). Darauf färbte ich die Embryonen einzeln mit alkoholischem Boraxkarmin behandelte sie mit schwachem Salzsäurealkohol und untersuchte sie nochmals genau mit der Lupe. Beidiesem Studium der gefärbten Embryonen zeigten sich manche Einzelheiten deutlicher als an den ungefärbten Stadien, während andre wiederum mehr zurücktraten. In einem ausführlichen Protokoll wurden alle durch diese Untersuchung der Flächenbilder gewonnenen Resultate genau fixiert.

Die als Flächenbilder gezeichneten Stadien bettete ich alsdann in Paraffin von 52° Schmelzpunkt ein und zerlegte sie mit dem SCHANZEschen Mikrotom in Serien. Die einzelnen Serienschnitte wurden mit Eiweißglyzerinlösung aufgeklebt und in Balsam eingeschlossen. Ich verfuhr dabei genau nach den ausführlichen Anweisungen, wie sie BALLOWITZ in seiner Monographie der Kreuzotter als für embryologische Untersuchungen am zuverlässigsten gibt[1]. Die Schnittdicke betrug überall 15 μ. Die Serien wurden mit schwacher und stärkerer Vergrößerung mikroskopisch untersucht und die instruktivsten Schnitte mit dem ZEISSschen Zeichenapparat genau nach dem Objekt bei etwa hundertfacher Vergrößerung gezeichnet und in den Umrissen als verkleinerte Textfiguren beigegeben. Die übrigen Embryonen, welche Dubletten der gezeichneten darstellen, verarbeitete ich zu Flächenpräparaten und schloß sie in Kanadabalsam ein. Die Untersuchung derselben bei durchfallendem Lichte ergänzte die Befunde bei der Untersuchung der ungefärbten Stadien in auffallendem Lichte.

B. Untersuchung der Embryonen im Flächen- und Schnittbilde.

Bei dem Bestreben, die Embryonen nach ihrem Alter und ihrer dadurch bedingten Ausbildungsstufe zu ordnen und in Gruppen

[1] E. BALLOWITZ, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). Jena 1903, Teil I, S. 21 und 22.

sammenzufassen, treten mancherlei Schwierigkeiten zutage. Zunächst ist dabei mit sehr häufigen und in der mannigfachsten Weise auftretenden individuellen Variationen zu rechnen. Um einige Beispiele anzuführen, sei nur auf die Breite der Urmundeinsenkung, die Länge der Primitivrinne, die Tiefe und Breite der Rückenfurche und die Gestaltung des vorderen Embryonalrandes hingewiesen, wo überall solche individuellen Variationen schon bei oberflächlicher Betrachtung der Flächenbilder in die Augen springen. Dazu kommt noch, daß manche Stadien in ihren einzelnen Teilen auf einer ganz verschieden weit vorgeschrittenen Entwicklungsstufe stehen. In dieser Beziehung findet sich besonders zwischen dem vorderen und dem hinteren Teile der Embryonalanlage nicht selten ein merklicher Unterschied. Manchmal zeigt sich die vordere Region des Embryos weiter ausgebildet, während seine hintere Partie noch zurückgeblieben ist, und in andern Fällen tritt das Umgekehrte in die Erscheinung. So wären z. B. die Embryonen der Fig. 4 und besonders der Fig. 3 nach dem ganzen Gepräge ihrer Urmundgegend wohl noch zu den eigentlichen Falterstadien zu rechnen, wogegen ihre Rückenfurche und die vordere Partie ohne Zweifel schon eine weiter vorgeschrittene Entwicklung zeigen. Ebenso weist der Embryo der Fig. 10 in seinem vorderen Teile und der Rückenfurche große Ähnlichkeit mit der Fig. 4 auf; aber die vorgeschrittene Ausbildung seiner Primitivrinne und seines Primitivhöckers, verbunden mit dem Schwunde der ehemaligen Prostomgegend und der Verschmälerung der ganzen Anlage, verschaffen ihm erst den etwa sechsten Platz hinter dem Embryo der Fig. 4.

Auf diese Weise war eine Einteilung des Materials auf Grund der Ausgestaltung der Primitivregion oder der Rückenfurche nicht angängig. Abgesehen von den individuellen Variationserscheinungen entwickelt sich die Primitivrinne von ihren ersten Anfängen auf dem Embryo der Fig. 2 bis zu ihrer typischen Ausbilduug bei den letzten untersuchten Embryonen ganz successive weiter, ohne ein charakteristisches Orientierungsstadium zu bieten. Und die Umwandlung der Rückenfurche in die Medullarfurche geht so allmählich vor sich, daß auch hier sich ein bestimmtes Grenzstadium nicht ausfindig machen ließ. So wurde dann schließlich auf Grund der Ausbildung der Gehirnhöckerplatte und besonders ihres vorderen Randes eine Einteilung des Materials in die beiden folgenden Gruppen gewählt.

I. Die unmittelbar an die Ballowitzsche Falterform sich anschließenden Stadien vor dem Auftreten der präcerebralen Furche und der Einsenkung der Gehirnhöckerplatte.

Die ersten der dieser Abhandlung zugrunde liegenden Stadien zeigen mehr oder weniger noch Merkmale der von BALLOWITZ gekennzeichneten Falterform[1]. Diese Gruppe umfaßt elf Embryonen, von denen die am meisten charakteristischen in den Fig. 1—8 zur Darstellung gebracht sind.

Sie erscheinen meistens vorn breiter als hinten, oft allerdings nur sehr wenig. Die Fig. 5 und 7 geben zwei Embryonen wieder, welche vorn und hinten annähernd gleich breit sind. In der Mitte erscheinen diese beiden Stadien merklich eingeengt.

Ich werde nun zunächst die vordere Region, auf die es bei diesen Stadien nicht so sehr ankommt, im Flächen- und Schnittbilde beschreiben. In dieser vorderen Partie stimmen die Embryonen dieser Gruppe im wesentlichen überein. Daran soll sich weiter unten die Besprechung der ungleich wichtigeren hinteren Region anschließen, ebenfalls zuerst im Flächen- und dann im Schnittbilde.

1. Vordere Hälfte der Embryonen im Flächen- und Schnittbilde.

Die lateralen Mesodermplatten treten überall breit in die Erscheinung und zeigen noch mehr oder weniger die charakteristische Flügelform schön ausgeprägt. Seitlich gehen sie nicht mehr so ganz allmählich und ohne eine deutlichere Grenzlinie zu besitzen in die dunkle Keimhaut über. Sie sind jetzt schon ziemlich scharf abgesetzt, so daß die Embryonalanlage sich ringsherum deutlich von der Keimhaut abhebt. Der mediale vordere Rand dieser Mesodermflügel tritt nicht mehr so wulstig wie auf den vorhergehenden Stadien hervor. Trotzdem ist derselbe aber deutlich gegen des mesoblastfreie Mittelfeld vor dem Embryo jederseits durch eine flache Schattenfurche abgegrenzt. Bei dem Embryo der Fig. 1 sind die medialen Ränder etwas zackig, gebuchtet, unregelmäßig; bei allen andern sind sie glatt gebogen.

Überhaupt sind bei diesen ersten Stadien die Unregelmäßigkeiten mehr geschwunden, und die Erhabenheiten haben sich im großen und ganzen nivelliert, wenigstens auf der Oberseite, während auf der

[1] l. c. S. 718 ff. und Taf. XXXIII.

Unterseite der durch Zusammenfließen der Seitenhöcker[1] entstandene Primitivhöcker und der Chordastrang immer mächtiger hervortreten. Hand in Hand mit der Nivellierung der Oberseite hat sich eine vollkommenere Symmetrie der entsprechenden Teile ausgebildet.

Die vorderen Enden der Seitenflügel laufen in eine plumpe Zacke aus, deren Spitzen weit nach vorn ausgezogen sind, sich dann beiderseits medianwärts umbiegen, sich meistens vereinigen und vor der Keimanlage einen mehr oder weniger hohen Bogen bilden (vgl. Fig. 1—5). Dieser Bogen umschließt ein größeres, gleichmäßig ebenes, mesoblastfreies Feld, welches die dunkle Unterlage durchscheinen läßt. Davon macht der Embryo der Fig. 7 eine Ausnahme, indem an seinem vorderen Ende die Fortsätze nicht deutlich in die Erscheinung treten. Vielmehr zeigt sich hier der Vorderrand — auch an den Seitenflügeln — glatt abgerundet und stark konvex gebogen.

In der Region vor dem Bogen liegen an der Unterseite der Keimhaut meist noch unregelmäßig angeordnete Entodermzellmassen und Stränge, die auch auf der Oberseite durchscheinend sichtbar sind. Sie haben aber im Vergleich mit den früheren Falterformen beträchtlich abgenommen und werden an den folgenden Stadien noch spärlicher.

Zwischen den beiden Seitenflügeln tritt vorn auf der Oberseite überall ein keilförmiges, wenig gewölbtes, mit der Spitze nach hinten gerichtetes Mittelfeld in die Erscheinung. Meistens ragt es mit seinem vorderen, abgerundeten Rande über die vordere Grenze der Seitenflügel nach vorn vor.

Die nach hinten schmal und lang auslaufende Spitze des Mittelfeldes verliert sich in der Rückenfurche. Letztere tritt bei den Stadien der Taf. IV mit Ausnahme der Fig. 4 als dunkle, breite, dabei flache Einsenkung in die Erscheinung, die sich nach vorn in die beiden ebenfalls flachen medialen Begrenzungsfurchen der Seitenflügel fortsetzt.

Die Untersuchung der Querschnitte durch diese vordere Embryonalpartie führte zu nachstehenden Befunden. Das keilförmige Mittelfeld des Flächenbildes ist mesoblastfrei. Die Mesodermplatten in den Seitenflügeln besitzen überall einen keilförmigen Querschnitt. Im vorderen Teile des Embryos liegen sie regelmäßig dem Ectoblast dicht an und sind mit ihm an ihren äußersten lateralen Enden voll-

[1] In betreff der gewählten Nomenklatur sei auf die zitierten Abhandlungen von BALLOWITZ verwiesen, insbesondere auch auf seine Monographie über die Entwicklung der Kreuzotter, an welche ich mich hier anschließe.



ständig verklebt. Sie sind hier auf den vordersten Schnitten auch nicht massiv, sondern weisen fast immer eine oder mehrere intercelluläre Vacuolen auf. Weiter nach hinten hin erscheinen die Mesoblastkeile kompakt und sind mit ihren Spitzen weiter zur Medianlinie vorgedrungen. Auch legen sie sich jetzt regelmäßig dem Entoderm dicht an, um nach einigen Schnitten mit der axialen Entodermverdickung zu verschmelzen.

Diese Anschwellung der mittleren Entodermpartie ist in allen Serien auch in den vordersten Schnitten vorhanden und oft sehr stark entwickelt. In den vordersten Schnitten ist die Verdickung am flachsten, indem dort das Entoderm erst ganz allmählich zur Mittellinie hin anschwillt. In den folgenden Schnitten nimmt die Anschwellung an Dicke zu, wird dabei nach und nach schmäler und wölbt sich zunächst stärker nach oben vor, wodurch sie sich fest an das dicke Ectoderm andrängt und den Raum zwischen den Mesoblastblättern ausfüllt, diese selbst trennend. Die nach hinten folgenden Schnitte zeigen dasselbe Bild. Nur wölbt sich die axiale Entodermverdickung jetzt auch nach unten etwas vor und wird so allmählich zu einem ovalen Wulst, der sofort als Chordaanlage kenntlich wird. Sie drängt nun das mediale Ectoderm noch stärker nach oben empor, wodurch das weißliche Mittelfeld der Flächenansicht etwas gewölbt hervortritt.

In den nächsten Schnitten sind dann auch schon, wie oben erwähnt, die medialen Spitzen der Mesoblastblätter jederseits mit der als Chordaanlage charakterisierten Entodermverdickung in Zusammenhang getreten, so daß ein Trennungsspalt dazwischen nicht mehr festgestellt werden kann. Gleichwohl ist die Chordaanlage auch jetzt noch leicht zu unterscheiden, da sie einerseits sich nach oben und unten stärker vorwulstet als die Mesoblastblätter, anderseits ihr Gewebe dichter angeordnet ist und ähnlich wie das Ectoderm aus hohen Cylinderzellen besteht. Dazu kommt in den nächsten Schnitten noch folgendes.

Bis jetzt setzte sich das Entoderm von seiner chordalen Verdickung aus lateralwärts als einschichtiges, dünnes Blatt kontinuierlich fort. Auf dem folgenden Schnitte nun hat sich die axiale, als Chordaanlage charakterisierte Verdickung des Entoderms von dem lateralen Entoderm abgelöst. Es ist hier bei stärkerer Vergrößerung beiderseits ein deutlicher, sehr feiner Spalt zwischen dem Chordaentoderm und dem lateralen Entoderm festzustellen. Auf diese Weise ist die Chordaanlage auf sieben Schnitten vollständig von dem lateralen

Entoderm isoliert, und letzteres stellt jetzt zwei seitliche Blätter dar, welche in der Mitte keinerlei Zusammenhang mehr haben und nur bis an die Chorda heranreichen, ohne sich vorläufig unter dieselbe zu erstrecken. Letzteres geschieht erst in dem folgenden Schnitte, wo sich die beiden Entodermblätter allmählich von der Seite her unter die Chorda zur Medianlinie hin gegeneinander schieben. Nach sechs Schnitten ist bei dem Embryo der Fig. 2 dieser Prozeß beendet[1]; die beiderseitigen Entodermblätter haben sich unter der Chorda vereinigt, so daß jetzt die ganze Anlage von der einschichtigen, aus Plattenzellen bestehenden Entodermschicht unterwachsen ist.

Weiter nach hinten unter der Rückenfurche wird die Chordaanlage, die sich vorher stärker entwickelt zeigte als die Mesodermblätter, ziemlich platt, während jetzt die Mesodermblätter zu mächtigen Wülsten angeschwollen sind, die noch in Zusammenhang mit der Chorda stehen. Die platte Chordaanlage verbindet also hier in dem Schnittbilde als schmale Leiste die beiderseits sehr mächtigen und eine starke Wölbung der Seitenflügel hervorrufenden Mesoblastwülste.

2. Hintere Hälfte der Embryonen im Flächen- und Schnittbilde.

Die hintere Partie ist bei diesen Embryonen die wichtigere, indem sich hier die Primitivorgane aus dem Primitivblastem zu entwickeln beginnen. Beim Studium der Primitivregion konnte ich einige sehr interessante Bildungen feststellen, welche ich nachstehend sowohl im Flächen- als auch im Schnittbilde ausführlicher besprechen werde.

In ihrer hinteren Region werden die Stadien allmählich schmäler, indem die an den Falterformen meist so sehr seitwärts und nach hinten ausgezogenen Fortsätze der hinteren Enden der Seitenflügel sich verkleinern und die äußeren Partien des Hinterendes sich mehr medianwärts zu der Urmundeinsenkung hin konzentrieren. Dabei entstehen neben der Urmundeinsenkung bald mehr oder weniger nach unten gewölbte Seitenhöcker, die den Seitenflügeln mit nur einigen Ausnahmen nach hinten einen abgerundeten Abschluß geben.

Eine Blastoporusöffnung konnte auf der Unterseite bei keinem Embryo mehr festgestellt werden. Der Urmund bzw. ein Kupfferscher Kanal perforiert also nicht mehr auf der Unterseite, so daß bei diesen

[1] Einen entsprechenden Vorgang haben schon Strahl und Hoffmann (vgl. das Literaturverzeichnis am Schlusse dieser Arbeit) auch bei einem etwas älteren Embryo von *Lacerta agilis* übereinstimmend beobachtet. Vgl. auch die Monographie der Kreuzotter von Ballowitz.



Stadien keinerlei Kommunikation zwischen Subgerminalhöhle und Keimoberfläche besteht. Doch ist die Stelle des ursprünglichen Urmundes noch sofort erkennbar an der tiefen, meistens gerade nach unten gehenden, schmalen Einsenkung, die im Oberflächenbilde dunkel und gut begrenzt erscheint. Auf den Embryonen der Fig. 3 und 4 tritt die Urmundeinsenkung sehr breit in die Erscheinung und geht noch schräg etwas nach vorn unter die minimal emporgehobene Vorderlippe. Die Urmundeinsenkung wird vorn und seitlich durch die Vorderlippe scharf U-förmig begrenzt und eingeengt. Die Vorderlippe selbst hat sich mit ihren lateralen Enden nach hinten umgebogen und ist oft mit den Enden der Seitenflügel weit nach hinten ausgezogen. Bei den Embryonen der Fig. 3 und 4 treten diese Vorderlippenfortsätze neben der Urmundeinsenkung deutlich lippenartig hervor und sind von den mehr lateralwärts gelegenen Partien der Seitenflügelenden durch sanfte Schattenbögen abgesetzt.

Bei den übrigen Embryonen konnten solche Seitenlippenwülste im Flächenbilde nicht beobachtet werden. Vielmehr sind dort die ganzen hinteren Partien der Seitenflügel einheitlich hügelartig emporgewölbt, so daß hier überall zwei ziemlich flache rundliche Seitenhöcker in die Erscheinung treten, welche medianwärts bis an die Urmundeinsenkung ohne Vermittelung von Seitenlippen oder Epithelwülsten heranreichen (vgl. Fig. 1, 2, 6, 7 auf Taf. IV).

Die Urmundeinsenkung liegt immer symmetrisch in der Medianlinie mit nach hinten gerichteter Konkavität. Sie setzt sich nach hinten hin, etwas an Breite zunehmend, mit einer ziemlich langen Rinne fort, welche aber bald an Tiefe verliert. Diese Rinne führt, von hinten her nach vorn hin allmählich tiefer und schmäler werdend, gewissermaßen zu der tiefsten, direkt unter dem hinteren Rande der Vorderlippe befindlichen Stelle hinunter.

Eine ähnliche Rinne hat Ballowitz an entsprechenden Entwicklungsstadien der Kreuzotter gefunden und sie als »Metastomrinne« gekennzeichnet[1]. Wenn ich diese Bezeichnung auf die entsprechenden Bildungen bei der Ringelnatter übertrage, so muß ich dabei hervorheben, daß in bezug auf dieses Blastoporusstadium zwischen den beiden Ophidiern manche Verschiedenheiten zutage treten, auf die ich in dem letzten Kapitel noch näher einzugehen habe.

Diese Metastomrinne schließt sich auch bei der Ringelnatter an das ursprüngliche Prostom an. Der Verschluß des Kupfferschen

[1] l. c. S. 124 ff.

Kanals hat sich ja schon bei den früheren Falterstadien vollzogen. Auch seine obere Öffnung hat sich dort geschlossen. Die dabei mitwirkenden Faktoren, insbesondere das in manchen Fällen konstatierte Auftreten und Abstoßen eines Epithelpfropfes am Hinterrande der Vorderlippe beschreibt BALLOWITZ in seiner schon mehrfach zitierten Abhandlung über die Gastrulation bei der Ringelnatter[1]. Infolge dieser Prozesse ist bei den letzten von BALLOWITZ untersuchten und beschriebenen Stadien die früher tiefe Prostomöffnung ziemlich flach geworden und nur als sanfte, hinter der ebenfalls etwas abgeflachten Vorderlippe gelegene Einsenkungsstelle bestehen geblieben.

Auf den vorliegenden, sich an die Falterformen anschließenden Stadien tritt diese Urmundeinsenkung nun wieder etwas tiefer in die Erscheinung, hauptsächlich wohl infolge des schon erwähnten Sichemporwölbens der Seitenhöcker und Seitenlippen. Dabei wachsen die Seitenlippen mehr und mehr medianwärts vor, wodurch die Metastomrinne langsam etwas eingeengt wird. Dieses direkt medianwärts gerichtete Vorwachsen der Seitenlippen geschieht aber zunächst nur bis zu einem gewissen Grade und bei weitem nicht so energisch, wie das auf entsprechenden Stadien der Kreuzotter der Fall ist.

Die Seitenhöcker werden bei dem Embryo der Fig. 1 durch eine allerdings flache und schmale, aber noch nicht durchtrennte Leiste verbunden, welche die ursprüngliche Vorderlippe des früheren Urmundes darstellt. Bei den folgenden Stadien ist sie überall von einer engen und mehr oder weniger tiefen Furche durchschnitten, die anfangs ausnahmslos extramedian angeordnet ist. Letzteres hat seinen Grund darin, daß zunächst die Rückenfurche nach hinten hin zwei, sich allmählich verschmälernde flache Ausläufer aussendet, welche zwischen sich in der Medianlinie einen weißlichen Längswulst, einen Vorderlippenwulst, einschließen. Einer dieser beiden Zipfel der Rückenfurche, und zwar merkwürdigerweise stets der linke, durchtrennt sehr bald die Vorderlippe, so daß jetzt die breite Rückenfurche durch diese schmale, immer nach links extramediane Furche mit der Metastomrinne verbunden ist. Eine gleiche Furche hat BALLOWITZ auch bei der Kreuzotter gefunden und als »Verbindungsfurche« bezeichnet[2]. Bei der Ringelnatter bleibt diese Verbindungsfurche überall sehr kurz und geht nach hinten bei dem nun folgenden Verwachsungsprozeß bald in die Primitivrinne über.

Die Fig. 2 bringt die Oberflächenansicht eines Stadiums, bei

---

[1] l. c. S. 722 ff. [2] l. c. S. 137.

welchem die Bildung der Verbindungsfurche soeben erfolgt ist. Der Hinterrand der Vorderlippe ist nicht mehr glatt und abgerundet, sondern hat sich in die Verbindungsfurche hinein nach vorn ausgezogen[1]. Letzteres ist in Fig. 5 und 6 noch viel mehr der Fall. Fast überall erscheint die Verbindungsfurche ferner kurz nach ihrer Bildung stärker oder schwächer gekrümmt, und zwar mit der Konkavität nach rechts gerichtet, hier den Vorderlippenwulst begrenzend. Am stärksten tritt ihre Krümmung in der Fig. 3 in die Erscheinung. Dort ist die Verbindungsfurche auch ganz flach und etwas breiter. Letzteres gilt auch für die Verbindungsfurche der Fig. 4; nur verläuft sie bei diesem Stadium ziemlich gerade und fast genau in der Mittellinie. In den beiden letzteren Figuren erscheint der Hinterrand der Vorderlippe noch glatt und abgerundet und durch die schräg nach vorn gehende Urmundeinsenkung etwas nach oben emporgehoben, so daß hier im Oberflächenbilde helle Lichter stehen, die noch mehr durch einen zarten Schattenbogen hervortreten, der sie nach vorn umgibt.

Die Primitivrinne bildet sich bei der Ringelnatter zuerst an dem hinteren Ende der Verbindungsfurche, dort wo sich der Hinterrand der Vorderlippe winklig in die Verbindungsfurche nach vorn hineinzieht. Diese weiter oben schon beschriebene Einknickungsstelle über und vor der Urmundeinsenkung vertieft sich bald noch etwas und wird dadurch, daß die Epithelwülste der lateralen Vorderlippenreste und der Seitenlippen medianwärts vorwachsen und schließlich in der Mittellinie unter Bildung einer schmalen Rinne zusammenstoßen, zur typischen Primitivrinne. Das ist in Fig. 2 bereits eingetreten. Indem dieser Prozeß, das Zusammenfließen der seitlichen Epithelwülste in der Medianlinie, von vorn nach hinten hin successive über die ganze Metastomrinne fortschreitet, die dabei ausgefüllt wird, Fig. 5 und 6, nimmt die Primitivrinne bald bedeutend an Länge zu. Hinten differenzieren sich die Epithelwülste beständig weiter und dringen dann stetig gegeneinander zur Mittellinie hin vor. Auf diese Weise schreitet das Wachstum der erst so kurzen Primitivrinne nach hinten hin fort, manchmal bis zu der stattlichen Länge, wie sie uns in den Fig. 7 und 8 entgegentritt. Dementsprechend wird die Metastomrinne successive von vorn nach hinten hin verkürzt, so daß sie schließlich nur noch eine wenig nach vorn vorspringende Einkerbung des hinteren Randes der Embryonalanlage darstellt.

[1] Diese Stelle, also die hintere Fortsetzung der Verbindungsfurche zwischen Verbindungsfurche und Metastomrinne, ist schon echte Primitivrinne, wie die weiter unten zu besprechenden Schnittbefunde unzweifelhaft dartun.

Der Vorderlippenwulst wird schon vorher mehr und mehr an den rechten Seitenhöcker gedrängt (Fig. 5 und 6), so daß hier an der rechten Seite der trennende hintere Ausläufer der Rückenfurche ganz verschwindet, wie es auf dem Embryo der Fig. 7 bereits eingetreten ist. Zugleich hat die Verbindungsfurche ihre Bedeutung verloren: Auf dem Embryo der Fig. 6 stellt sie noch die Verbindung zwischen Rückenfurche und Primitivrinne dar, auf dem Embryo der Fig. 7 ist sie schon nicht mehr vorhanden.

Hand in Hand damit geht die Geradestreckung der Primitivrinne und ihre Verschiebung zur Medianlinie des Embryos hin. Die Fig. 8 auf Taf. V führt uns das vorläufige Endresultat aller dieser Vorgänge vor Augen. Wir sehen dort die sehr lange, schnurgerade Primitivrinne genau in der Medianlinie verlaufen. Sie verbindet die breite und flache Rückenfurche mit der Einkerbung am hinteren Rande des Embryos, die den letzten Rest der anfangs beträchtlich langen und breiten Metastomrinne darstellt.

Bei den ersten Stadien, wie sie die Fig. 1—6 wiedergeben, tritt in der Metastomrinne ein meistens ziemlich schwacher, weißlicher Streifen in die Erscheinung. Derselbe liegt im allgemeinen in der Medianlinie. Sowohl vorn wie seitlich ist er durch deutliche, dunkle Furchen von den benachbarten Partien der Seitenhöcker abgesetzt. In der Fig. 1 ist dieser Streifen ganz schmal und nach vorn spitz ausgezogen, entsprechend der engen Öffnung der Rinne, in der er liegt. Dabei ist er ziemlich flach. Hinter der Embryonalanlage verbreitert er sich auffallend zu einem großen, weißlichen, unregelmäßigen und nicht scharf begrenzten Felde. Letzteres besitzt aber wohl keine besondere Bedeutung und konnte auch auf den Schnitten nicht konstatiert werden. Bei den übrigen Embryonen fehlt es auch im Flächenbilde. Direkt hinter dem Embryo gehen von diesem Felde beiderseits ebenfalls sehr flache und nicht scharf begrenzte Querstreifen aus, die ziemlich senkrecht zur Medianlinie der Keimanlage verlaufen. Bei dem Embryo der Fig. 2 tritt der Streifen in der Metastomrinne nur schwach hervor, so daß er sich nach hinten hin bald verliert. Dagegen zeigt ihn die Fig. 3 und noch mehr die Fig. 4 als förmlichen medianen Wulst von beträchtlicher Länge ausgebildet. Die ersten Anfänge dieses Wulstes waren schon auf einigen von Ballowitz abgebildeten Falterstadien zu konstatieren[1]. Abgesehen von dem Embryo der Fig. 1, wo der Streifen überhaupt eine andre

[1] l. c. Vgl. Taf. XXXIII, Fig. 39—41.



Beschaffenheit besitzt, wie die Querschnitte lehrten (vgl. weiter unten), hebt sich der Längsstreifen überall mit seinem vorderen Ende am meisten plastisch empor und wird nach hinten niedriger. Nicht selten ragt er hinten etwas aus der Metastomrinne heraus, wo er dann ganz allmählich vollständig schwindet (vgl. Fig. 3 und 4).

Um nun auf die Bedeutung dieses Streifenwulstes in der Metastomrinne zu kommen, so lehrt schon die Untersuchung der Flächenansicht, daß er mit dem von Ballowitz an den vorhergehenden Falterformen beim Verschluß des ursprünglichen Prostoms gefundenen Epithelpfropf nichts zu tun hat. Dieser Epithelpfropf löst sich zwar bald von der Vorderlippe, wird nach hinten hin abgestoßen und bleibt auch noch eine Zeitlang an der Oberfläche der Embryonalanlage liegen[1]; aber da er aus in Degeneration begriffenen Zellen besteht, die schon bald »detritusartig erschienen[1]«, so ist es ausgeschlossen, daß Reste davon noch so lange und als solche förmlich plastisch erscheinenden Wülste von der Ausdehnung, wie sie in den Fig. 2, 3 und 4 auftreten, bestehen geblieben sind. Ballowitz selbst hat bei Untersuchung des Epithelpfropfes diesen Eindruck auch schon gehabt, wenn er von ihm schreibt: »Nach der Abstoßung löst sich die Zellmasse nun jedenfalls bald auf[1]«, und dann an etwas späteren Stadien nur noch verschwindende Reste des Pfropfes konstatieren kann.

Nun liegt es nahe, bei diesem Streifenwulst an die von Ballowitz bei entsprechenden Stadien der Kreuzotter aufgefundene »Metastomleiste« zu denken[2]. Ich trug aber anfangs Bedenken, den Streifenwulst bei der Ringelnatter mit der Metastomleiste der Otter ohne weiteres voll und ganz zu identifizieren: im Grunde ist aber ihre Entstehung auf die gleichen mechanischen Faktoren zurückzuführen. Die Hauptunterschiede bestehen, um es an dieser Stelle nur kurz zu erwähnen, darin, daß bei der Kreuzotter die Metastomleiste ganz fest in der Rinne eingeklemmt liegt, indem die Seitenlippen und Seitenhöcker neben ihr intensiv zur Medianlinie hin drängen und zwar hauptsächlich mit ihren hinteren Partien. Diese medianwärts gerichtete Kompression geschieht dort oft so energisch, daß die Leiste dadurch deutlich eingeschnürt und sogar manchmal etwas von der Seite her überwachsen wird. Das ist bei der Ringelnatter anders. Scharf sich absetzende Epithelwülste, als welche bei der Kreuzotter zum Teil die Seitenlippen des Metastoms auftreten und die dazwischenliegende Zellenmasse durch ihr Vorwachsen zusammen-

[1] Ballowitz, Ringelnatter, l. c. S. 727.
[2] Ballowitz, Kreuzotter. l. c. S. 727.

pressen, sind bei der Ringelnatter nicht vorhanden. Bei der letzteren liegt die Leiste frei in der weiten Metastomrinne, so daß meistens zwischen ihr und den Seitenlippen ein breiter Raum besteht, wie ein Blick auf die Fig. 2, 3 und 4 auf Taf. IV sofort bestätigt. Aber auch hier haben bei Entstehung der Metastomleiste Kompressionen mitgewirkt, wie die weiter unten zu besprechenden Schnittbefunde durch diese Region dartun.

Solche Kompressionen sind an den hinteren Enden dieser Stadien gar nichts Seltenes, und ihre Wirkungen treten sehr häufig schon bei Untersuchung des Oberflächenbildes ganz deutlich in die Erscheinung. So ist die charakteristische, äußerst plastisch hervortretende, radiäre Streifung an den hinteren Enden der Keimanlagen, die sich außer bei den Embryonen der Fig. 3 und 4 noch bei zwei weiteren ähnlichen Stadien in fast derselben Schönheit beobachten ließ, nichts andres als das Produkt mannigfacher, medianwärts gerichteter Kompressionen und Verschiebungen von Zellkomplexen in den betreffenden Partien.

Diese sofort auffallende Streifung geht von den nach hinten vorgewachsenen Seitenlippen des Metastoms aus, die selbst sich beiderseits als Streifenwülste direkt nach hinten und lateralwärts hinziehen. Ein solcher als Verlängerung der Seitenlippen gekennzeichneter Streifen ist beiderseits schön gebogen überall vorhanden, und zwar ist derselbe stets etwas plastischer angelegt und deutlicher zu verfolgen als die andern Streifen. Ebenfalls senkt sich überall der Hinterrand dieses Streifens etwas stärker in die Tiefe, wodurch jederseits eine in die Urmundeinsenkung führende Furche entstanden ist (vgl. besonders Fig. 3 und 4). Diese plastischen Streifenmassen scheinem nach ihrem Aussehen die Tendenz zu haben, nach vorn in das Metastom und das Gewebe der sich bildenden Seitenhöcker hinein zu fließen. So entstehen auch die Kompressionen in dem vorderen Teile der Metastomrinne, welche das Herauspressen der Metastomleiste daselbst mitbewirken. Freilich die äußersten Streifenpartien seitlich und hinten würden bei den erwähnten Vorgängen wohl nicht mehr in die Seitenhöcker gelangen können, da die Vollendung derselben vorher abgeschlossen ist. Die am meisten seitwärts und nach hinten gelagerten Streifenpartien flachen sich allmählich ab und trennen sich anscheinend bisweilen von den übrigen. In der Fig. 3 sind solche abgeschnürte Streifenstücke seitlich sichtbar und in der Fig. 4 sind die hintersten Streifen ganz flach und undeutlich. Überhaupt sind die Enden der einzelnen Streifenwülste

nicht scharf abgesetzt oder emporgewulstet, sondern sie heben sich erst allmählich aus dem Gewebe der Keimhaut hervor.

Die Gestalt des ganzen Streifungsfeldes ist individuell verschieden. Zunächst wird das Feld durch die mediane Metastomrinne in zwei Hälften zerlegt, die im großen und ganzen symmetrisch zueinander angeordnet liegen. Bei dem Stadium der Fig. 3 waren keine ganz durchgehend ausgebildete Streifen vorhanden, sondern es war nur der Rand des Feldes tief und unregelmäßig zackig und eingekerbt, so daß ein hahnenkammartiges Gebilde zustande kam. Abweichend davon zeigt die folgende Figur auffallend schöne, plastisch hervortretende, lange Streifen, die radiär von der Vorderlippe ausstrahlen und sie mit einem Strahlenkranze umgeben. Die einzelnen weißen Streifen sind durch lange dunkle Furchen getrennt, die sich fächerartig anordnen. Die Fächerform des Streifungsfeldes wurde in der Schönheit und Größe der Fig. 4 nur an diesem einen Präparat beobachtet, wo das Streifungsfeld dem ganzen übrigen Teil der Embryonalanlage an Ausdehnung fast gleichkommt. Überall sind die Streifungen nur im Oberflächenbilde zu konstatieren; auf der Unterseite konnte nirgends die leiseste Spur davon entdeckt werden. Auch das Studium der Schnitte bestätigte, daß diese Streifungen nur in der oberen Lage des Blastems angelegt sind.

Eine ähnliche, und wohl auf dieselben Ursachen zurückzuführende Bildung konnte bei dem Embryo der Fig. 7 festgestellt werden. Dort finden wir an Stelle des plastischen Streifenfeldes zarte, schleierähnliche Bildungen, die weit nach vorn und seitlich divergieren. An der linken Seite sind auch noch zarte Streifungen angedeutet.

In der Fig. 5 zeigt der Embryo hinten weit auslaufende Spitzen, die ebenfalls zu den charakteristischen, bei dem Hervorwulsten der hinteren Embryonalpartien auftretenden und mitwirkenden Bildungen gehören.

Überhaupt habe ich nur bei den beiden in den Fig. 2 und 6 dargestellten Stadien solche Bildungen vermißt, sonst waren wenigstens schwache Reste davon vorhanden. Damit zusammenhängend sei noch hervorgehoben, daß alle Embryonen, die am Hinterende Streifungs- oder Schleiererscheinungen besaßen, auffallend kräftig und vollendet ausgebildet waren. Sie zeigten überall schöne, volle Linien und abgerundete Formen, Gewissermaßen von Kraft strotzend hoben sie sich sehr plastisch von der Keimhaut ab und überragten auch oft an Größe und Breite die andern. Dieser Befund stützt auch meine schon oben geäußerte Vermutung, daß die charakteristischen Bildungen am hinteren Ende der Anlage dem Embryo sehr reichlich

und schnell Bildungsmaterial zuführen. Im Vergleich damit heben sich die Embryonen, welche diese Bildungen vermissen lassen, nur sehr wenig über die Keimhaut empor und sind sehr zart und platt, als ob sie nur in verlangsamtem Wachstum begriffen wären. Auch in bezug auf ihre Längen- und Breitenverhältnisse stehen sie oft zurück. Alle diese Befunde bestätigt schon ein oberflächlicher Blick auf die Figuren der Taf. IV.

Die Unterseiten der bis jetzt besprochenen Stadien der Fig. 1—8 bieten ein im wesentlichen übereinstimmendes Bild. Ich habe deshalb nur die Unterseite zweier Embryonen im Flächenbilde wiedergegeben.

Die Fig. 2*a* auf Taf. IV stellt die Ansicht der Unterfläche der Fig. 2 dar. Vorn sehen wir deutlich die drei Abteilungen der Embryonalanlage. Die hohen Mesoblastflügel endigen vorn mit einer plumpen Spitze und besitzen medianwärts einen im Gegensatz zum Oberflächenbilde schärfer abgesetzten, etwas gewulsteten Rand. Zwischen sich schließen die medialen Ränder der Mesoblastflügel, wie auf der Oberseite, ein längliches, keilförmiges, weißliches Feld, das in der Mitte infolge der chordalen Entodermverdickung etwas hervorgewölbt ist. Nach hinten verschmälert sich dieses Mittelfeld und ragt mit der lang ausgezogenen Spitze in eine flache, breite Furche hinein. Letztere liegt in der Medianlinie unter der Rückenfurche der Oberseite und geht bis zum hinteren Rande der Anlage durch. Hier hinten treten den medianwärts vorwachsenden Seitenlippen entsprechend zwei merklich hervorgewulstete, rundliche Seitenhöcker auf. Zwischen denselben setzt der Chordawulst an, der als ein weißer Längsstreifen in der Medianlinie eine Strecke weit nach vorn zieht. Er setzt sich aber noch nicht kontinuierlich in die Chordaanlage des Mittelfeldes fort, sondern ist vorher ungefähr in der Mitte der Embryonalanlage stark abgeflacht. Vorn werden an der Unterseite dieser Stadien meist unregelmäßige, aufgelagerte Entodermzellmassen angetroffen, aber in viel spärlicherem Maße als bei den vorhergehenden Falterformen.

Diese Gestaltung der Unterseite mit zwei durch eine mediale Furche getrennten Seitenhöckern fand sich bei den in den Fig. 1, 2, 3 und 5 wiedergegebenen Embryonen. Bei dem Embryo der Fig. 5 war die mediane Furche nur ganz flach und kaum mehr bis zum Hinterrande des Embryos zu verfolgen, so daß sie nur bei günstiger Beleuchtung auf dem schon ganz einheitlich hervorgewulsteten Höcker noch eben wahrgenommen werden konnte.

Die Stadien der Fig. 4, 6, 7 und 8 zeigten im wesentlichen ein

Unterflächenbild, wie es die Fig. 8*a* illustriert, welche die zu Fig. 8 gehörende Unteransicht bringt. Hinten tritt der beträchtlich emporgewulstete Caudalhöcker in die Erscheinung, der hier eine ellipsoide Form besitzt und mit seiner längsten Achse quer zur Medianlinie liegt. Bei den andern Embryonen dieser Entwicklungsstufe fand sich ein mehr oder weniger kreisrunder und etwas größerer Caudalhöcker vor. Von letzterem ragt die Chordaanlage kontinuierlich als ein ziemlich schmaler, scharf begrenzter, weißer Streifen geradlinig nach vorn, wo sie sich zu einem keulenförmigen Wulst verbreitert und das Mittelfeld fast völlig einnimmt. Der hintere Chordastreifen liegt in einer medianen, ziemlich tiefen Rinne, deren Tiefe durch das Hervorwulsten der neben ihr liegenden Partien hervorgerufen wird. Wie die Querschnitte durch diese Gegend bestätigen werden, sind die Seitenwülste durch die hier sehr dicken Mesoblastplatten verursacht.

Die Mitte des Embryos wird von einer flachen Einsattelung quer durchzogen, die auch den Chordastreifen merklich abflacht. Davor treten lateral wieder zwei Seitenwülste hervor, für die das von den hinteren Seitenwülsten Gesagte ebenfalls gilt. Nur werden sie durch die zwischen ihnen liegende breite Chordaanlage weiter auseinander gedrängt, so daß die Embryonalanlage dadurch vorn beträchtlich breiter erscheint.

Den Vorderrand der Unterseite dieses Embryos bilden die drei, eben in die Erscheinung tretenden Gehirnwülste, welche von diesem Stadium an nach unten vorzuwachsen beginnen. Hier treten sie allerdings erst als schwache Anfänge auf; aber schon bei Untersuchung der Oberseite konnte auf ihr Vorhandensein — besonders des mittleren — mit Bestimmtheit geschlossen werden.

Einige unregelmäßige Entodermzellstränge waren auch bei diesem Embryo auf der Unterseite vorn vor der Keimanlage aufgelagert.

Die Untersuchung der Schnittserien durch die hinteren, bei diesen Stadien wichtigeren Partien ergab durchweg übereinstimmende Befunde. Wir sehen in den vorderen Schnitten die dicke Ectodermplatte mit deutlichen, hohen Cylinderzellen vom Mesoderm und der Chordaanlage abgesetzt. In der Mitte ist die Ectodermplatte durch die Rückenfurche nach unten gesenkt. Die Chorda darunter besitzt einen mehr oder weniger rechteckigen Querschnitt. An dieselbe stoßen seitlich die dicken Mesoblastlagen, doch ist auch hier das Gewebe der Chorda abgesetzt. Die Randzellen der medialen Mesoblastmassen sind nämlich dicht zusammengelagert und ihre Kerne charakte-

ristisch an den Rand gerückt, so daß die medialen Mesoblastränder intensiver gefärbt hervortreten. Dasselbe ist mit den Ober- und Seitenrändern der Chorda der Fall. Das einschichtige Entoderm ist vom Mesoblast ganz abgespalten, an die Chordaanlage aber noch angelötet.

Die nach hinten folgenden Schnitte durch die Verbindungsfurche und die Primitivrinne zeigen bei allen Stadien im wesentlichen dasselbe Bild. Natürlich ist bei den Schnitten durch die Vorderlippe des Embryos der Fig. 1, wo eine Verbindungsfurche noch fehlt, das Ectoderm nicht eingesenkt. Die Schnitte durch die übrigen Stadien zeigen eine schmale, extramediane Einkerbung als Querschnitt der Verbindungsfurche bzw. der Primitivrinne mit dem Vorderlippenhöcker daneben.

In den Schnitten durch die vorderste Hälfte der Primitivrinne des Embryos der Fig. 8 wird die Chorda schon als massiger Strang unterscheidbar, der nach oben in den Ectoderm hineingewulstet ist und ihm noch fest anliegt. Sie ist keineswegs irgendwo durch einen deutlichen Spalt von ihrem Nachbargewebe getrennt. Seitlich von dem Chordastrang haben sich die drei Keimblätter vollständig voneinander abgespalten. Demnach tritt hier unter dem vordersten Teile der Primitivrinne schon kein Blastem mehr in die Erscheinung; es ist in die sich differenzierenden Primitivorgane aufgegangen. Auf dem zweiten Schnitt hinter dem soeben besprochenen ist von diesen Differenzierungsvorgängen nichts mehr zu bemerken. Es zeigt sich hier undifferenziertes Blastemgewebe, dessen oberste Lage eine Epithelstreifung aufweist. Diese senkrechte, hohe Epithelstreifung ist von dem darunter liegenden Gewebe aber nicht abgesetzt, sondern sie geht kontinuierlich darin über. Auch der Entoblast hängt in der Mitte mit diesem Blastemgewebe zusammen.

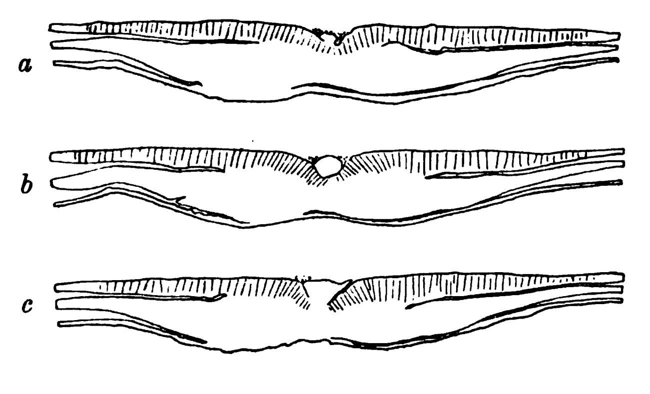
Dieses ganze Gewebe, welches ein Hauptmerkmal der Primitivrinne darstellt, hat Ballowitz in seiner Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter [1] als »Primitivblastem« charakterisiert. Es schwillt am Hinterende der Anlage zum Primitivhöcker an, der sich oft als mächtiger, förmlich halbkugeliger Wulst nach unten vorwölbt.

Die Querschnitte durch die Metastomrinne des Embryos der Fig. 1 zeigen in der Mitte überall indifferentes Ectoblastemgewebe, mit welchem der einschichtige Entoblast nur in wenigen Schnitten in der Mitte zusammenhängt, und zwar bloß auf einer ganz kurzen Strecke. Der erste Schnitt, der die Rinne von vorn her traf, hat den Hinter-

[1] l. c. S. 147.

rand der Vorderlippe noch eben gestreift. Demgemäß sieht man hier, wie sich die Vorderlippe kontinuierlich in die Chorda umbiegt und das Epithel der Oberfläche in das Chordaepithel übergeht. Bei diesem Embryo wurden in der Metastomrinne Detritusmassen angetroffen. Letztere treten in dem ersten Schnitt als einzelne Brocken in die Erscheinung. Es konnten hier auch noch Kernreste beobachtet werden. Auf dem dritten Schnitt dahinter ist die Detritusmasse zusammenhängend und zu einem förmlichen Wulst geworden, der mit seiner homogen erscheinenden, schwach färbbaren Masse die Rinne bis oben hin ausfüllt. Es ist hier der weißliche Wulst des Oberflächenbildes getroffen. Auf seinem Querschnitte konnten Kernreste nicht mehr gefunden werden. In den Schnitten weiter nach hinten geht die kompakte homogene Struktur der Detritusmasse wieder verloren, so daß hier nur einzelne Detritusbrocken getroffen werden. Vielleicht stellt diese Detritusmasse zum Teil noch Reste des Ballowitzschen Epithelpfropfes dar. Bemerkt sei noch, daß der Boden der Rinne in den ersten Schnitten nicht glatt ist, sondern oft zahlreiche kleine Spalten und Grübchen zeigt. Die dort liegenden Zellen lassen bei stärkerer Vergrößerung auch deutliche Spuren des Verfalles erkennen.

Die Textfig. 1 bringt drei Schnitte durch die Metastomrinne des Embryos der Fig. 2. Dort ist die Metastomleiste auf neun Schnitten



Textfig. 1.

deutlich sichtbar; sie besteht aber nicht aus Detritusmassen, sondern aus echten Gewebszellen, die zwar eine lockere Struktur zeigen, aber nur auf der Oberfläche Spuren von Zerfall aufweisen. Die Leiste besitzt einen dreieckigen Querschnitt, ist zum Teil mit ihrer unteren Kante an das Blastemgewebe angelötet und füllt die Rinne

fast ganz aus. Auf fünf Schnitten war die Leiste allerdings ringsherum vom Gewebe abgesetzt (Textfig. 1*b*). Auf und neben ihr konnten noch Detritusreste beobachtet werden, die mit kleinen Dotterstückchen und sonstigen winzigen Fremdkörperchen vermischt waren, wie sich solche in der Vertiefung der Rinne naturgemäß leicht ansammeln können. Das Ectoderm setzt sich in die Seitenwandungen der Rinne bis unter die Leiste fort. Letztere selbst zeigt aber keine Cylinderzellen, sondern nur Zellen des indifferenten Blastems. Dieser Umstand in Verbindung mit der Tatsache, daß die Leiste mit ihrer unteren schmalen Kante am Boden der Rinne angelötet ist und oben breiter auseinander gequollen erscheint, führt zu dem Schluß, daß die Metastomleiste infolge starker Kompressionen und Stauchungen aus dem Blastem herausgepreßt wurde. Der Grund der Rinne, wo keine Cylinderzellen vorhanden sind, also nur Blastemgewebe sich befindet, mag dafür besonders günstig beschaffen sein. Auf ein solches Drängen der Zellen der hinteren Region zur Mittellinie hin, wo sich die Bildung der Chordalorgane, der Primitivrinne und des Primitivhöckers einleitet, wurde schon bei Besprechung der radiären Streifung hingewiesen.

Die Querschnitte durch das Streifungsfeld eines der Fig. 4 ähnlichen Stadiums zeigen an der Oberfläche wellige Erhebungen und Senkungen, je nachdem die Streifenwülste oder die dazwischen liegenden Furchen getroffen sind. An den Furchen sind die Cylinderzellen etwas dichter zusammengedrängt.

II. Die Stadien mit beginnender Einsenkung des mit drei Höckern deutlich abgesetzten vorderen Randes der Gehirnplatte.

In dieser Gruppe sollen die in den Fig. 9—18 abgebildeten Stadien zusammengefaßt werden. Außerdem gehörten dazu noch sieben Embryonen, deren Wiedergabe sich erübrigte, da sie keine wesentlichen Unterschiede von den gezeichneten aufwiesen. Im ganzen umfaßt also diese Gruppe 17 Embryonen, von denen elf zu Serien geschnitten, die übrigen als Flächenpräparate verarbeitet wurden.

Von den im vorigen Kapitel besprochenen unterscheiden sich diese Stadien schon durch ihre Gestalt. Bei ziemlich gleich bleibender Länge beginnen sie merklich schmäler zu werden. Von der immer noch ziemlich breiten Gehirnhöckerplatte aus verjüngen sich die Embryonen nach hinten hin ganz allmählich. In den Fig. 12, 15 und 18 tritt die Gehirnhöckerplatte als annähernd kreisförmige Scheibe in die Erscheinung. Die engste Stelle weisen die Embryonen

direkt vor dem Primitivhöcker auf. Mit letzterem schließen sie wieder etwas breiter ab.

Zunächst sollen nun die Oberflächenbilder zusammen behandelt werden. Darauf werde ich kurz auf die wichtigsten Erscheinungen an der Unterseite der Embryonen hinweisen und dann die Ergebnisse der Serienuntersuchung eingehend besprechen.

Die Oberseite dieser Stadien zeigt etwas mehr Plastik als in der vorigen Gruppe. In den meisten Fällen heben sich die Vorderränder merklich wulstartig empor, und zwar sind entsprechend der hier noch deutlich vorhandenen Dreiteilung der Medullarplatte auch drei voneinander abgesetzte Randwülste zu unterscheiden. Der mittlere von ihnen ist am mächtigsten ausgebildet. Der Embryo der Fig. 14 zeigte als einziger diese Dreiteilung nicht. Die beiden seitlichen Vorderrandwülste gehen lateralwärts in die Außenränder der Medullarplatte über. Sie sind ebenfalls deutlich emporgewulstet, so daß sich die Embryonalanlage in ihrer ganzen vorderen Hälfte meistens beträchtlich über die Keimhaut emporhebt und ringsherum tiefere Schatten wirft.

Von den lateralen Vorderrandwülsten ragen optisch abgesetzte Bogenansätze vor, die ihre Spitzen medianwärts richten. Zu einem geschlossenen Bogen treten sie aber im Oberflächenbilde nur noch selten zusammen, so z. B. in den Fig. 17 und 18. Diese Bögen stellen Fortsätze der lateralen Mesodermplatten dar und begrenzen das Proamnionfeld.

Auf den Stadien der Fig. 13 ff. haben sich in diesem Felde vor dem Embryo die ersten Anfänge der Proamniosfalte entwickelt. Vor der Gehirnhöckerplatte tritt eine schmale, tief dunkle und allseitig scharf begrenze Querfurche in die Erscheinung, die sich in ihrer Form der Gestaltung des Vorderrandes der Platte jeweilig angepaßt hat. Sie ist also meistens dreiteilig gebogen; in der Fig. 14 erscheint sie sichelförmig. In dieser präcerebralen Furche biegen sich die Gehirnhöcker mit ihrem vorderen Rande in die Tiefe gegen den Dotter hin um. Direkt vor der Furche erhebt sich ein entsprechend geformter, etwas breiterer, weißer Querstreifen als erste, überall noch niedrige Anlage der Proamniosfalte. (Siehe die Fig. 13, 14, 15 und 18.)

Die Gehirnhöckerplatte senkt sich von den vorderen und seitlichen Randwülsten aus zur Mitte hin merklich ein, so daß hier eine dellenartige Vertiefung entsteht. Die Delle erscheint zunächst flach und breit von annähernd symmetrisch herzförmiger Gestalt (Fig. 9 und 12). In ihrer Medianlinie ist das schmale Mittelfeld mit nach

hinten lang ausgezogener Spitze sichtbar. Bald wird die Delle in der Mitte etwas tiefer. Sie beschränkt sich mehr auf die mediane Partie der Platte (Fig. 10, 13, 14 und 16).

Diese mediane Einsenkung steht nach hinten hin stets mit einer langen Furche in Verbindung, welche ebenfalls in der Medianlinie verläuft. Auf den ersten in den Fig. 9—12 abgebildeten Stadien erscheint die Furche noch ziemlich breit; sie liegt auch noch flach, da sich neben ihr die lateralen Partien noch nicht emporgewulstet haben. Nur in der Fig. 9 läßt ein dunkler Längsstreifen auf ihre hier bedeutendere Tiefe schließen. Die Furche ist die erste Anlage der Medullarfurche, welche aus der Rückenfurche durch allmähliche Verschmälerung und Vertiefung entsteht. Dieser Prozeß der Umbildung der Rücken- zur Medullarfurche schreitet so allmählich fort, daß zwischen beiden eine bestimmte Grenze an der Oberseite nicht festgesetzt werden kann.

Auf den Stadien der Fig. 13ff. hat sich die Medullarfurche weiter verengt und vertieft, und zwar zunächst in ihrem hinteren Abschnitte. Hier haben sich längs der Furche ansehnliche Medullarwülste erhoben, welche ihre weitere Einengung und Vertiefung bewirken. Mit ihrem medialen Rande fallen die Medullarwülste ziemlich plötzlich in die Tiefe der Furche; lateralwärts flachen sie sich mehr allmählich ab. Manchmal sind die Medullarwülste seitlich von mehr oder minder tiefen Längsschatten begleitet, ein Zeichen, daß sie sich auf den betreffenden Stadien beträchtlich emporgewulstet haben. Letzteres wird uns besonders in der Fig. 15 mit großer Deutlichkeit vor Augen geführt. An dem vorderen Teile der Furche weichen die Medullarwülste weiter voneinander ab und ziehen sich zu den lateralen Rändern der Gehirnhöckerplatte hinüber, wie es besonders in der Fig. 15 und auch 13 und 17 sichtbar wird. Dadurch wird bei diesen Embryonen die Medullarfurche vorn breiter und flacher. Auf den andern Stadien verläuft sie bis zu der Einsenkungsdelle der Gehirnhöckerplatte in annähernd gleicher Weite. Die sich nach hinten bald verflachenden und verlaufenden Enden der Medullarfurche fassen ein kleines dreieckiges Feld zwischen sich, den vorderen Teil der Neuroprimitivplatte.

Der Primitivhöcker mit der Primitivrinne darauf ist der wichtigste Teil dieser Embryonalanlagen und beansprucht das meiste Interesse. Dabei machen sich gerade bezüglich der Ausbildung der Primitivregion im Flächenbilde die mannigfachsten individuellen Variationen bemerkbar. Man möge die zehn Figuren vergleichen, um die große

Verschiedenheit in der Ausbildung dieser Partie zu erkennen. Was zunächst die Gestalt des Primitivhöckers anbetrifft, so dokumentiert sich dieselbe auf der Oberseite nicht als eigentlicher Höcker, sondern als eine bisweilen längliche oder auch fast kreisrunde Platte, die nur in ihrer mittleren Partie hier und da sehr wenig emporgewölbt ist. Häufig erscheint ihre Begrenzung auch sehr unregelmäßig. Die Hauptmasse des Primitivhöckers wulstet sich auf der Unterseite als meistens annähernd halbkugeliger Knopf vor.

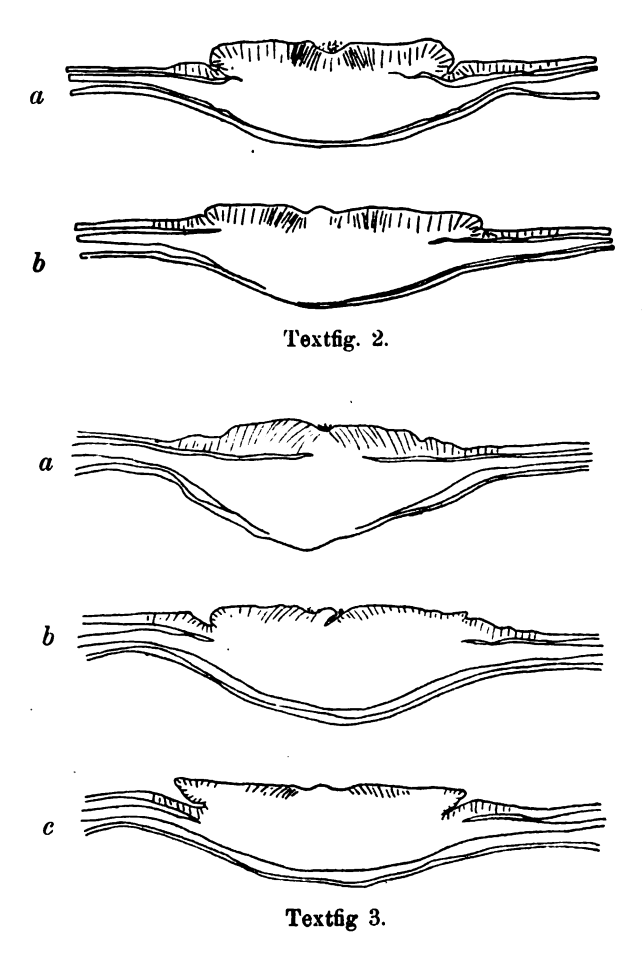
Sehr häufig haben sich auf der Oberfläche seitlich an der Neuroprimitivplatte auch noch Überreste der radiären Streifung erhalten, welche dem lateralen Rande der Primitivplatte ein unregelmäßig kammartiges Aussehen verleihen.

Bei den Embryonen der Fig. 11, 12, 13 und 15 zeigte sich die Primitivplatte deutlich von der Keimhaut abgesetzt. Besonders ist das lateralwärts der Fall, wo im Flächenbilde auch dunkle Schatten auftreten. Die Querschnitte durch diese Gegend werden uns zeigen, daß hier manchmal tiefere Furchen bestehen, die sich schräg in der Richtung zur Mitte des Primitivhöckers einsenken (vgl. auch die Textfig. 2*a* und 3*c*).

Auf der Höhe der Primitivplatte, in ihrer Mittellinie, liegt die Primitivrinne. In den Fig. 9 und 10 ist sie ziemlich kurz und geht nach vorn so allmählich in die Medullarfurche über, daß eine genaue Grenze im Flächenbilde zwischen beiden nicht mit Bestimmtheit festgestellt werden kann. Diese im Vergleich zu den vorhergehenden Stadien so auffallende Kürze der Primitivrinne muß dadurch erklärt werden, daß die Rücken- bzw. Medullarfurche nach hinten hin weiter fortschreitet, indem von hinten nach vorn aus dem indifferenzierten Blastem der Primitivregion sich immer neue Embryonalsubstanz herausdifferenziert. Dabei wird die in den Fig. 7 und 8 besonders lange und weit nach vorn reichende Primitivrinne successive aufgebraucht, bis auf ihren hinteren, vorläufig noch sehr deutlichen Teil, welcher als kurze, enge, meist mediane und gerade Rinne bestehen bleibt.

Nach hinten verbreitert sich die Primitivrinne der Fig. 9 und 10 sehr schnell zu der schon im vorigen Kapitel besprochenen Einkerbung des hinteren Embryonalrandes, die von der Metastomrinne herrührt. In diesem Rest der Metastomrinne beginnt ein dreieckiger, weißer Wulst aus der Tiefe hervorzutreten, der sich allmählich bis zum Niveau der Primitivplatte erhebt. Anfangs ist er an seiner Oberfläche noch überall durch schmale Furchen von den Seitenlippen der Metastomrinne getrennt. Später schwinden hinten diese Trennungsfurchen.

Bei dem Embryo der Fig. 11 haben sich diese Vorgänge eingeleitet. Dort ist hinten der interlabiale Wulst von den Seitenlippen kaum abzugrenzen. Die ursprünglich schon engen Trennungsfurchen sind jetzt ganz linienhaft geworden. Sie stellen den letzten Rest der früheren Metastomrinne dar und stoßen an dem Hinterende der



Textfig. 2.

Textfig 3.

Primitivrinne zusammen. So entsteht auf der Oberfläche das charakteristische Bild der kurzen, an ihrem hinteren Ende sich gabelnden Primitivrinne, deren Gabeläste den dreieckigen interlabialen Höcker umschließen, ein Bild, welches diese Stadien noch deutlich zeigen, welches aber, wie wir weiter unten sehen werden, sehr bald an Deutlichkeit verlieren und selbst ganz schwinden kann.

In der Fig. 12 sind auch im Flächenbilde neben der Primitivrinne

die Epithelwülste sichtbar, die früheren Seitenlippen der Metastomrinne, durch deren Vordringen zur Mittellinie hin und durch ihre dort erfolgende Verschmelzung die linienhafte Primitivrinne entstanden ist. Diese labialen Epithelwülste reichen über das Hinterende der Primitivrinne hinaus. Sie differenzieren sich hier beständig aus dem Primitivepithel heraus, wachsen mehr und mehr medianwärts gegeneinander vor, stoßen unter Rinnenbildung zusammen und regenerieren hier hinten so stets die Primitivrinne, die dadurch nach hinten hin an Länge zunimmt. Die Stelle dieser beständigen Regeneration der Primitivrinne liegt jedesmal da, wo sie in die Gabelung eintritt. Die Gabeläste grenzen demnach die Epithelwülste der Seitenlippen von dem interlabialen Wulst ab, der stets aus Ectoblastem bzw. Blastem besteht, wie uns die betreffenden Querschnitte noch zeigen werden.

Bei der Kreuzotter hat Ballowitz gleiche Befunde gemacht[1]. Er kennzeichnet dort die Gabelfurchen, die noch nicht Primitivrinne sind, als »Grenzfurchen« und den interlabialen Wulst als Zwischenhöcker, welche Bezeichnungen im folgenden auch für die Ringelnatter übernommen werden sollen.

In den Fig. 11 und 12 führt die Primitivrinne ebenfalls kontinuierlich in die Medullarfurche über, in den Fig. 13 und 14 erscheint sie von der letzteren abgesetzt. Auf dem Embryo der Fig. 14 trat die Primitivrinne übrigens so schwach in die Erscheinung, daß sie nur bei günstigster Beleuchtung und bestimmter Schrägstellung des Präparates sichtbar wurde.

Ein merkwürdiger Befund wurde hinsichtlich der Primitivrinne an dem Embryo der Fig. 15 gemacht, wo sie im Flächenbilde vollständig vermißt wird. Der Primitivhöcker an der Unterseite ist wie gewöhnlich vorhanden. Wir sehen in der Figur die Verbreiterung und Verflachung des Hinterendes der Medullarfurche und dahinter, mitten auf dem Primitivhöcker, die beiden Grenzfurchen. Letztere sind hier sogar sehr deutlich ausgebildet und vereinigen sich vorn ganz in der gewöhnlichen Weise. Diese winzige Stelle ist die ganze Primitivrinne dieses Stadiums, von der also hier nur das hinterste Ende zu konstatieren ist. Die Grenzfurchen umschließen einen Zwischenhöcker, der bei diesem Embryo sich sehr auffallend von der mehr gelblich gefärbten Umgebung abhebt.

Bei dem Embryo der Fig. 18 fehlen im Flächenbilde außer der

---

[1] l. c.

Primitivrinne auch die Grenzfurchen. Auch zeigt hier die Primitivplatte eine etwas abweichende Gestalt, indem ihr Hinterrand etwas nach vorn eingebogen ist.

In den Fig. 16 und 17 erscheint die Primitivrinne als gerade aber durchaus nicht so sehr enge Fortsetzung der Medullarfurche. In der Fig. 16 gehen beide Rinnen ebenfalls wieder so allmählich ineinander über, daß sich im Flächenbilde eine Grenze zwischen beiden nicht erkennen läßt. An ihrem hinteren Ende setzt sich die Primitivrinne hier in zwei etwas breite, kurze Gabeläste fort.

Abweichend von diesem Stadium war an dem Embryo der Fig. 17 die Übergangsstelle zwischen Medullarfurche und Primitivrinne leicht festzustellen, indem bei scharfer Einstellung das Hinterende der Medullarfurche eine kurze Gabelung aufweist. Aus dieser Gabelung ragt etwas nach links extramedian die gerade, ziemlich lange Primitivrinne nach hinten, wo sie ihrerseits ohne die geringste Spur einer Gabelung abschließt.

Die Unterseiten der Embryonen boten in allen wesentlichen Punkten annähernd dasselbe Bild. In den Fig. 12*a* und 14*a* habe ich zwei besonders charakteristische Unterseiten abgebildet, die zu den Oberflächenbildern 12 bzw. 14 gehören. Wir sehen in den beiden Figuren, daß sich der Vorderrand der Gehirnhöckerplatte nach unten gesenkt und schon beträchtlich vorgewulstet hat. In der Fig. 12*a* tritt er dem Oberflächenbilde entsprechend dreiteilig, in der Fig. 14 als einfacher sichelförmiger Bogenwulst in die Erscheinung. Diese Gehirnwülste beginnen jetzt, sich etwas nach hinten über eine Einsenkung überzubiegen, die der flachen Delle der Oberseite entspricht. In der Fig. 12*a* erscheint die Einsenkung als großes, annähernd herzförmiges Feld, in der Fig. 14*a* ist sie halbmondförmig und führt nischenartig etwas unter den Gehirnwulst nach vorn. Diese Nische muß als erste Anlage der Kopfdarmhöhle angesprochen werden.

Von dieser Einsenkung aus durchzieht, wie auf der Oberseite die Medullarfurche, so auch hier eine flache Furche die Embryonalanlage bis an den Primitivhöcker. Letzterer ist überall mächtig entwickelt und zeigt sich bald vollkommen halbkugelig, bald als ovaler Querwulst (Fig. 14*a*). Von dem Primitivhöcker aus ragt der Chordawulst in der Medianlinie der Furche kontinuierlich nach vorn, manchmal als scharf abgesetzter, schnurgerader Streifen, meistens aber weniger scharf begrenzt.

Entodermzellmassen sind bei dieser Gruppe nur noch spärlich der Unterseite aufgelagert. Sie erscheinen als unregelmäßige Zell-

massen, die schon bei Betrachtung der Oberseite durchscheinend sichtbar waren.

Die Erklärung dieser Befunde im Flächenbilde bringt das Studium der Serien, dessen Resultate nachstehend folgen sollen. Dabei glaubte ich mich auf die eingehende und ganz durchgeführte Beschreibung der zu den Fig. 10, 12, 13, 14, 15 und 17 gehörenden Querschnittsserien beschränken zu können. Aus den übrigen Serien werde ich hauptsächlich nur die Schnitte durch die wichtigere Primitivregion eingehender berücksichtigen und im übrigen nur auf eventuelle Abweichungen von den ausführlicher beschriebenen Serien hinweisen.

Die Untersuchung der Querschnittsserie des Embryos der Fig. 10 ergab folgende Befunde.

Die Schnitte[1] unmittelbar vor dem Embryo zeigen in der Mitte zwei annähernd gleich entwickelte, dicht aneinander liegende, dünne, ebene Schichten, das Ectoderm und Entoderm. Ganz lateralwärts treten auch schon die vacuolisierten Mesoblastblätter auf. Der erste Schnitt, der den Vorderrand des Embryos trifft, ist dadurch charakterisiert, daß sich die beiden Schichten in der Mitte verdicken und nach unten einbiegen, und zwar ist bei den ersten drei Schnitten das Entoderm am stärksten verdickt. Auf dem vierten Schnitt sind beide Schichten wieder in gleicher Stärke entwickelt, und auf den folgenden schwillt das Ectoderm bedeutend stärker an. Sieben Schnitte hindurch kann man deutlich die drei Wülste des Vorderrandes unterscheiden. Auf dem dann folgenden Schnitt wird das Ectoderm schon als dicke, überall gleich starke Platte sichtbar, in der Mitte durch die jetzt auftretende chordale Entodermverdickung minimal nach oben gedrückt. Die seitlichen Mesoblastblätter, jetzt einen massiven Querschnitt aufweisend, rücken mehr und mehr an die chordale Entodermverdickung heran, erreichen sie nach weiteren sechs Schnitten und legen sich fest daran an. Doch ist die Chordaanlage auf den nächsten sieben Schnitten durch ihre dichtere Struktur und ihre infolgedessen intensivere Färbung noch deutlich vom Mesoderm abzugrenzen. Aber in den folgenden Schnitten gehen Chordaanlage und Mesoblast völlig ineinander über. Es hängen hier also in der Mitte Entoderm, Chorda und Mesoderm ohne Grenze zusammen. Das Ectoderm zeigt auf diesen Schnitten deutliche, hohe Cylinderzellstreifung. Dieses Bild erhält sich auf 21 Schnitten, welche

[1] Die Schnitte werden bei der Besprechung in der Richtung von vorn nach hinten gezählt.

teils durch die Gegend unmittelbar vor der Medullarfurche, teils schon durch ihr vorderes Ende gehen.

Die folgenden Schnitte trafen die Medullarfurche und zeigen demgemäß in der Mitte eine merkliche Einsenkung, welche infolge des mächtigen Anschwellens der lateralen Mesodermblätter und des Emporwölbens der Medullarwülste noch vertieft wird. Dabei bleibt die Chorda, welche die Mesodermblätter verbindet, vorerst noch schmal. Nach sechs Schnitten jedoch beginnt sie sich von dem Mesoblast abzuspalten und einen mehr rundlichen Querschnitt anzunehmen. Neun Schnitte weiter hat sie sich auch vom Entoderm losgelöst, welches sich dann als kontinuierliche Schicht unter der ganzen Anlage hinzieht. Sie ist einschichtig und besteht aus Plattenzellen. Die Chorda erhält sich auf acht Schnitten isoliert. Auf den dann folgenden Schnitten tritt sie mit dem Mesoderm und fast gleichzeitig auch mit dem Entoderm in Verbindung. Einen Schnitt weiter hängt sie auch mit dem Ectoderm zusammen. Es ist dieses der Schnitt durch die Stelle, wo sich die Chorda aus dem Primitivblastem beständig differenziert.

In den nächsten Schnitten verschmelzen die drei Keimblätter auch weiter lateralwärts miteinander zum Primitivblastem des Primitivhöckers. Seine obere Schicht weist deutliche, hohe Cylinderzellen auf, die kontinuierlich in die tieferen Lagen übergehen. Das Primitivblastem wulstet sich nach unten als ein großer halbkugeliger Höcker vor; auf der Oberseite hebt es sich plattenförmig als »Primitivplatte« von der Keimhaut ab.

Die Primitivrinne ist vor dem Zwischenhöcker auf sieben Schnitten als enge, etwas tiefere Einkerbung sichtbar; in den mittleren Schnitten erreicht sie ihre größte Tiefe.

Dann schließen sich fünf Schnitte an, auf welchen die vordere Spitze des Zwischenhöckers als ein die Rinne fast ganz ausfüllender Wulst sichtbar wird. Letzterer geht aus dem Blastem hervor, mit welchem er auch auf allen Schnitten in kontinuierlichem Zusammenhang bleibt. Schon auf dem sechsten Schnitt hinter der vordersten Spitze des Zwischenhöckers erscheint die Oberfläche des Primitivhöckers völlig glatt und eben. In den hintersten Schnitten verliert er allmählich an Ausdehnung und das Entoderm löst sich bald von ihm ab.

Auf den Schnitten durch den Primitivhöcker des Embryos der Fig. 11 erscheint die Rinne spaltförmig und besonders hinten tief einschneidend. In ihrer Tiefe liegen wieder ganz minimale Detritus-

bröckchen, die von herausgepreßten Ectoblastemzellen herrühren. Im vorderen Teil der Rinne fehlen sie. Sie führen zu dem Schluß, daß infolge des Vorwachsens der Seitenlippen zur Mittellinie an dieser Stelle noch leichte Kompressionen stattfinden. An der rechten Seite ist der die Primitivrinne lippenartig begrenzende Epithelwulst getroffen. Er besteht aus hohen Cylinderzellen und setzt sich durch eine flache Furche vom lateralen Epithel ab. Außerdem sind seine Zellen dichtgedrängt, und deshalb erscheint sein Gewebe intensiver gefärbt als das mehr laterale Epithel. Dasselbe ist auf der andern Seite der Rinne der Fall, wo der Epithelwulst nicht durch eine Furche von den lateralen Partien abgesetzt ist. Durch seine intensivere Färbung wird er aber auch hier auf dem Querschnitt unterscheidbar.

Diese tiefe Primitivrinne erhält sich sieben Schnitte hindurch. Auf den nächsten wird sie breiter, entsprechend der klaffenden Gabelungsstelle des Oberflächenbildes. Nach zwei weiteren Schnitten wurde in der Tiefe der Rinne schon die Spitze des Zwischenhöckers getroffen. Sie liegt etwas extramedian und steht fast überall in festem Zusammenhang mit dem Blastemgewebe. Auf den vier folgenden Schnitten nimmt der Zwischenhöcker schnell an Masse zu, so daß er die Rinne beinahe bis oben hin ausfüllt. Dabei bleiben die beiden Grenzfurchen ziemlich tief erhalten. Nach weiteren drei Schnitten hat der Zwischenhöcker vollständig das Niveau der lateralen Partien erreicht. Von den Grenzfurchen ist dann keine Spur mehr sichtbar.

Der ganze Primitivhöcker besteht aus indifferentem Blastem. Nur lateral ist das Ectoderm abgespalten. Das Entoderm beginnt erst in den hintersten Schnitten sich von der Seite her abzulösen.

Schließlich bestätigen die Schnitte durch den Primitivhöcker noch, daß sich derselbe auf der Oberseite merklich plattenartig über die Keimhaut erhebt, was auch bei Untersuchung der Oberflächenansicht festgestellt wurde.

Auf den Schnitten vor dem Primitivhöcker spaltet sich zunächst das Ectoderm und dann auch das Entoderm in der Mitte ab. Zugleich beginnt sich die Chorda mehr und mehr abzutrennen, so daß sie auf dem zwölften Schnitt vor dem Primitivhöcker einen runden, von den Nachbargeweben allseitig isolierten Querschnitt aufweist.

An den Schnitten durch die vordere Partie des Embryos der Fig. 12 ist die ansehnliche Verdickung und Emporwulstung des mittleren Vorderrandwulstes auffällig, während die seitlichen noch ziemlich

flach liegen. Der ganze mittlere Teil des Schnittes ist mesoblastfrei. Erst weit seitlich treten vacuolisierte Mesoblastmassen auf, die dem Ectoderm dicht anliegen. Das Entoderm ist in der Mitte ebenfalls verdickt, wodurch das darüber befindliche Ectoderm etwas nach oben gebuchtet wird. In den folgenden Schnitten werden die Mesoblastmassen immer mehr zur Mitte vorgeschoben, wobei ihre langen Spitzen massiv geworden sind. Sie weichen auch bald vom Ectoderm ab, um sich an das Entoderm bzw. seine mediane Verdickung anzulehnen. Letztere konzentriert sich mehr zur Mittellinie und tritt sehr bald als Chordaanlage in die Erscheinung. Der mittlere Ectodermhöcker hat sich nach den Seiten hin allmählich unter Abflachung ausgebreitet. Zugleich sind die lateralen Randwülste mehr emporgewachsen, so daß eine sehr breite, dicke, überall gleich starke Ectodermplatte entstanden ist, deren Oberfläche fast völlig eben liegt, und die sich beinahe senkrecht von der Keimhaut absetzt.

Die dellenförmige Einsenkung der Unterseite (vgl. Fig. 12*a* auf Taf. V) dokumentiert sich auf den Schnitten sehr deutlich, indem die ganze mittlere Partie bedeutend nach oben gebogen ist, wogegen die äußeren seitlichen Ränder sich nach unten wulsten. Hervorgerufen werden diese lateralen Randwülste — und dadurch weichen sie von den vorderen Randwülsten ab — durch die an dieser Stelle sehr dicken Mesoblastblätter.

Die dann folgenden Schnitte gehen durch die Medullarfurche. Die Ectodermplatte hat sich jetzt in der Mitte sanft eingesenkt und wird allmählich dünner, so daß sie sich später nur noch wenig über die Keimhaut erhebt. Die Chorda steht sowohl mit dem Entoderm als auch mit den lateralen Mesoblastblättern in Zusammenhang.

Weiter nach hinten setzt sich die Chorda ringsherum von den Nachbargeweben ab, bis nach sechs Schnitten die Stelle getroffen wird, wo sich die Primitivorgane aus dem Primitivblastem herausdifferenzieren. Die Chorda ist jetzt nur vom Entoderm abgesetzt, während sie mit dem Meso- und Ectoderm vollständig in Zusammenhang steht. Doch kann man die Chorda infolge der Struktur ihres Gewebes deutlich unterscheiden. Zahlreiche Mitosen sorgen für reichliche Zuführung von neuem Zellmaterial.

Die nächsten Schnitte gehen durch die Primitivrinne, und zwar ist sie auf neun Schnitten sichtbar, von denen der mittelste in der Textfig. 2*a* wiedergegeben wird. Dieser Schnitt hat die tiefste Stelle der Primitivrinne getroffen, die demnach bei diesem Embryo sehr flach ist. In der Rinne haben sich an dieser Stelle einige bei der

Behandlung abgebröckelte Dotterstückchen und sonstige kleine Körperchen angesammelt, die mit vom Embryo abgestoßenem Zellendetritus nichts zu tun haben.

In der Wandung der Primitivrinne konnte überall die hohe, senkrechte Epithelstreifung beobachtet werden, die kontinuierlich in das Blastem übergeht. Die Cylinderzellen sind dicht zusammengedrängt; daher erscheint die Epithelschicht intensiver gefärbt. Labiale Epithelwülste neben der Primitivrinne treten nur sehr minimal hervor.

Die Primitivplatte hebt sich unter Bildung deutlicher Seitenfurchen von der Keimhaut ab.

Die Gabelung der Primitivrinne konnte auf acht Schnitten verfolgt werden (Metastomrinne). Die Textfig. 2*b* bringt den zweiten Schnitt durch den Zwischenhöcker zur Darstellung. Wir sehen den letzteren sich sanft erheben und durch flache Grenzfurchen eingeschlossen. Detritus war hier nicht mehr zu konstatieren.

Auf den hintersten Schnitten endlich sind Grenzfurchen und Zwischenhöcker ganz geschwunden, so daß die Oberfläche des Blastems (Ectoblastem) völlig eben liegt.

Die ersten Schnitte der Serie des Embryos 13 trafen die Proamniosfalte. Sie weisen nur eine dünnere Ecto- und Entodermschicht auf. Der mittlere Höcker der Gehirnplatte ist auf drei Schnitten allein getroffen. Weiterhin werden auch die seitlichen Vorderrandwülste sichtbar, in denen die vacuolisierten dicken Mesoblastblätter in die Erscheinung treten, während die Mitte des Schnittes sich frei vom Mesoblast hält. Nach weiteren vier Schnitten zeigt sich die halbmondförmige Einsenkung der Unterseite, und nach abermals vier Schnitten beginnt die chordale Entodermverdickung aufzutreten. Dabei wachsen die lateralen Mesodermblätter mit jetzt massiven Spitzen an das Chordaentoderm heran. Zugleich hat sich, wie bei dem Embryo der Fig. 12, eine dicke, breite Ectodermplatte mit ebener Oberfläche gebildet. Dieses Bild erhält sich auf sechs Schnitten. Dann folgen etwa sieben Schnitte durch die dellenförmige Abflachung der Oberseite. Auf den nächsten Schnitten sind die Mesoblastblätter mit dem Chordaentoderm verschmolzen, wobei das ganze Ectoderm sowie das laterale Entoderm abgespalten bleibt. Nach 23 Schnitten wird die Chorda platter und trennt sich zunächst von den dicken Mesoblastflügeln, etwas später auch von dem Entoderm. 17 Schnitte später wird die eigentliche schmale Medullarfurche getroffen. Die Chorda hat allmählich einen mehr rundlichen Querschnitt angenommen und ist auf keinem Schnitt vollständig vom Ento- und Mesoderm

abzutrennen. Die Randpartien der Chorda, sowie die medialen und oberen Ränder der Mesoblastflügel treten wieder dichter gedrängt und intensiver gefärbt hervor. In den letzten drei Schnitten vor dem Primitivhöcker hängt die Chorda mit allen drei Keimblättern zusammen; doch kann sie noch leicht abgegrenzt werden, während sie sich weiter nach hinten in dem Primitivblastem verliert.

Die Primitivrinne ist auf zehn Schnitten zu verfolgen. Der Schnitt *a* der Textfig. 3 geht durch ihre tiefste Stelle etwas hinter der Mitte. Sie senkt sich nicht tief in das Blastem ein. Von diesem Schnitt an zeigt sich das einschichtige Entoderm vollständig von dem Primitivblastem (Ectoblastem) abgespalten. Epithelwülste treten neben der Rinne nicht besonders hervor, doch ist auf dem ganzen Höcker eine dicke Epithelschicht von dem Blastem zu unterscheiden, die aus hohen und dichter zusammengedrängten Cylinderzellen besteht. Die Primitivplatte erhebt sich merklich über die Keimhaut, was bei dem Schnitt der Textfig. 3*b*, dem zweiten durch die Grenzfurchen, besonders deutlich wird. Dieser Schnitt hat auch die Spitze des Zwischenhöckers getroffen, der hier vorn an der linken Wand der Rinne mit dem Ectoblastem zusammenhängt, während er an der andern Seite durch einen Spalt davon getrennt ist. Nach weiteren drei Schnitten ist dieser enge Spalt geschwunden, wie die Textfig. 3*c* zeigt. Auf diesem Schnitt hat der Zwischenhöcker das Niveau des lateralen Epithels erreicht, die Grenzfurchen liegen flach. Bemerkenswert sind an diesen letzten Schnitten noch die tiefen seitlichen Furchen, mit denen sich die Primitivplatte von der Keimhautabsetzt.

In den ersten Schnitten durch das mesoblastfreie Proamniosfeld vor dem Embryo der Fig. 14 sieht man in der Mitte das langgestreckte Ecto- und Entoderm als zwei annähernd gleich starke, fast ganz gerade Schichten, die erst ganz allmählich lateralwärts von den mit großen Vacuolen durchsetzten Mesoblastblättern auseinander gedrängt werden.

Die folgenden vier Schnitte gehören der queren Einsenkungsfurche unmittelbar vor dem Vorderrande des Embryos an. Sie charakterisieren sich dadurch, daß die beiden Keimschichten in der Mitte merklich nach unten gebogen sind, wobei sie die gleiche Stärke bewahrt haben.

Der nächste Schnitt traf als erster den äußersten Vorderrand des eigentlichen Embryos. Das Ectoderm zeigt eine mediale Verdickung nach oben, die auf den nächsten Schnitten seitwärts an Ausdehnung gewinnt.

Zwei Schnitte weiter verdickt sich auch das Entoderm beträchtlich nach unten, entsprechend dem gegen den Dotter vorgewulsteten Vorderrande, auf den schon bei Besprechung des Unterseitenbildes hingewiesen wurde. Die Entodermverdickung nimmt auf fünf Schnitten beträchtlich zu, um auf dem dann folgenden ganz unvermittelt zu schwinden. Dieser Schnitt ist der erste durch die Nische der Unterseite (vgl. Fig. 14*a* auf Taf. VI). Das Entoderm zeigt sich hier wieder als gleichmäßig einzellige Schicht, die in der Mitte nach oben an die dicke Ectodermplatte herangebogen ist. Dieses ild ändert sich auf den nächsten vier Schnitten nur insofern, als die lateralen Mesoblastblätter mehr und mehr medianwärts vorwachsen

Weiterhin beginnt die chordale Entodermverdickung aufzutreten die nach zehn Schnitten ihr Maximum erreicht. Zugleich haben sich dann die Mesoblastblätter mit ihren medialen Rändern an die chordale Entodermverdickung angelegt, so daß jetzt in der Mitte Entoderm, Chordaanlage und Mesoblast ohne Grenzen ineinander übergehen. Nur ganz seitlich erscheint das Entoderm vom Mesoderm abgelöst. Das Ectoderm zeigt sich im Gegensatz zu den früheren Schnitten in der Mitte muldenartig eingesenkt. Dieses Bild erhält sich durch etwa 16 Schnitte hindurch, die der Einsenkung der Gehirnhöckerplatte angehören.

Die sich nun anschließenden Schnitte durch die Medullarfurche weisen eine schmälere Einbuchtung der Ectodermplatte auf. Das Entoderm beginnt sich von der Seite her mehr und mehr abzulösen, nach acht Schnitten hängt es nur noch in der Mitte mit der Chorda zusammen. Die lateralen Mesodermblätter schwellen auf diesen Schnitten beträchtlich an. Die Chorda verbindet sie vorerst noch als eine schmale Leiste. Nach weiteren drei Schnitten sind auch Chorda und Mesoblast vollständig voneinander getrennt. Nachdem sich im Verlaufe der nächsten vier Schnitte auch das Entoderm von der Chorda gelöst hat, kommt ein Schnittbild mit rings isoliertem, länglichem Chordaquerschnitt zustande, ein Bild, das sich auf neun Schnitten erhält. Weiterhin ist die Chorda wieder mit dem Entoderm und nach weiteren neun Schnitten mit dem Mesoderm verwachsen. Dabei wird die Chorda zu einem dicken, rundlichen Wulst, der sich einen Schnitt später wieder vom Nachbargewebe loszulösen beginnt. Vollständig abgespalten erscheint er nur auf zwei Schnitten, sonst hängt er mehr oder weniger mit den Mesodermblättern und dem Entoderm zusammen.

Diese Schnitte trafen noch alle die Medullarfurche; die folgenden

gehen durch ihr verbreitertes hinteres Ende, welches nur sehr schwer als ganz flache Einsenkung zu konstatieren ist. Entoderm, Chorda und Mesoderm gehen ineinander über, so daß nach weiteren vier Schnitten nur zwei getrennte Schichten bestehen: oben das dicke, mit Epithelstreifung versehene Ectoderm und darunter eine Entoblastemschicht. Letztere tritt einen Schnitt später in der Mitte mit dem Ectoderm in Verbindung. Es ist dieses der erste Schnitt, der den Primitivhöcker vorn streift.

Die folgenden sieben Schnitte lassen deutlich die Einkerbung der Primitivrinne erkennen, welche auf diesem Embryo sehr flach ist. Der ganze, ziemlich stark nach unten gewölbte Primitivhöcker besteht aus Primitivblastem, dessen obere Lage eine dichtgedrängte Epithelstreifung aufweist.

In den hintersten Schnitten nimmt das Primitivblastem allmählich ab; das einschichtige Entoderm trennt sich von ihm.

Auf den vordersten Schnitten durch den Embryo der Fig. 15 fällt die mediale Ectodermverdickung auf, die sich als mächtiger Wulst nach oben erhebt. In den folgenden Schnitten erscheint sie oben immer breiter seitwärts übergewachsen und zugleich in der Mitte von unten her ausgehöhlt. In die dadurch entstandene tiefe Einbuchtung des Ectoderms erstreckt sich die ansehnliche mediane Entodermverdickung. Weiterhin schreitet die Ectodermverdickung mehr lateralwärts fort, so daß nach elf Schnitten das Ectoderm eine dicke, ziemlich ebene Platte bildet.

Die Entodermverdickung ist schon einige Schnitte vorher geschwunden. In den folgenden Schnitten tritt sie wieder auf, jetzt als charakteristische Chordaanlage, an welche die Mesoblastblätter mehr und mehr heranrücken. Nach weiteren zehn Schnitten haben letztere jene erreicht und sind damit verschmolzen. Dieses Bild erhält sich acht Schnitte hindurch. Auf dem nächsten ist das Entoderm von der Chordaanlage abgespalten. Letztere bleibt aber mit den Mesoblastwülsten zunächst noch in Verbindung. Erst auf dem achtzehnten Schnitte weiter nach hinten ist sie auf der linken Seite und in dem nächsten Schnitte auch auf der andern Seite vom Mesoblast abgelöst. Sie zeigt dann auf 16 Schnitten einen mehr oder weniger länglich-rechteckigen Querschnitt.

Weiterhin wird die Chorda allmählich dicker und nimmt einen sechseckigen Querschnitt an; sie bleibt dabei auf den folgenden zwölf Schnitten vollständig isoliert, um einen Schnitt weiter mit dem Ectoderm und Entoderm und auf dem nächsten Schnitte auch mit dem

Mesoderm in Verbindung zu treten. Der letztere Schnitt geht durch die Stelle unmittelbar vor dem Primitivhöcker, wo sich die Chorda aus dem Primitivblastem herausdifferenziert. Dieser Schnitt traf die Oberfläche des Embryos in dem hintersten Ende der Medullarfurche, kurz vor ihrer Verbreiterung.

Die Grenzfurchen, die nach sieben Schnitten getroffen werden, sind nur als minimale Einsenkungen sichtbar, obwohl sie sich im Oberflächenbilde scharf markierten und der Zwischenhöcker zwischen ihnen leuchtend weiß hervortrat. Mit Sicherheit lassen sich die Grenzfurchen auf sechs Schnitten feststellen.

Auf den dann folgenden letzten Schnitten durch den Embryo ist die Oberfläche des Höckers völlig eben. Das Primitivblastem verliert nach und nach an Masse.

Die Primitivrinne des Embryos der Fig. 16 auf Taf. VI verursacht auf zehn Schnitten einen ziemlich breiten und tiefen Einschnitt, in welchem von außen eingeschwemmte Dotterstückchen liegen (kein Zelldetritus). Man sieht den mächtig nach unten gewulsteten Höcker aus Primitivblastem, dessen obere Schicht wie gewöhnlich die hohe, senkrechte Epithelstreifung zeigt. · Die Chorda ist bei diesem Embryo auf keinem Schnitte ganz ringsherum isoliert. Auffällig erscheint die lockere Struktur des inneren Gewebes der Chorda und der Mesoblastflügel. Im übrigen unterscheiden sich die Schnitte durch die Medullarfurche und die Gehirnhöckerplatte dieses Embryos nicht wesentlich von den entsprechenden Schnitten durch den Embryo der Fig. 13.

Der erste Schnitt, der den Embryo der Fig. 17 vorn traf, ist dadurch charakterisiert, daß sich die beiden Schichten in der Mitte etwas nach unten gebogen zeigen und das Ectoderm anfängt, sich zu verdicken. Die Ectodermverdickung tritt bei diesem Embryo ganz extramedian und unregelmäßig auf. Auf dem vierten Schnitte beginnt das Entoderm ebenfalls in der Mitte anzuschwellen. Auf den folgenden Schnitten nehmen sowohl die chordale Entodermverdickung als auch die Ectodermverdickung an Ausdehnung zu. Letztere breitet sich mehr lateralwärts aus.

Auf den folgenden Schnitten durch die vordere breitere Hälfte der Medullarfurche stehen in der Mitte Mesoblast, Chorda und Entoblast in Zusammenhang und zwar durch 14 Schnitte hindurch.

Einen Schnitt weiter löst sich zunächst das Entoderm von der Chorda ab, und auf dem nächsten Schnitte ist letztere ringsherum vom Nachbargewebe getrennt. Sie zeigt einen länglichen Querschnitt. In der Mitte weist sie lockeres, fast ganz homogenes, wenig gefärbtes

Gewebe auf. Letzteres tritt in den beiden Mesoblastblättern in noch auffälligerer Weise in die Erscheinung. Dieses Bild erhält sich ohne wesentliche Abweichungen in etwa 20 Schnitten durch die hintere engere Partie der Medullarfurche. Nur nimmt die Chorda zuletzt einen mehr rundlichen und größeren Querschnitt an.

In den folgenden Schnitten steht die Chorda streckenweise mit dem Nachbargewebe wieder in Zusammenhang. Es ist dort die Stelle unmittelbar vor dem Primitivhöcker getroffen, wo die Medullarfurche sich infolge des Auseinanderweichens der Medullarwülste verbreitert hat.

Die Primitivrinne dieses Embryos ist mäßig tief und kann im ganzen auf 19 Schnitten mit Sicherheit konstatiert werden. Nach hinten hin wird sie allmählich flacher und breiter. Hier unter ihrem flachen Hinterende besitzt der Primitivhöcker die stärkste Ausbildung. In den Schnitten hinter der Primitivrinne, zwölf an der Zahl, ist der Entoblast auf seiner ganzen Ausdehnung vom Primitivblastem gelöst.

Bei dem Embryo der Fig. 18 auf Taf. VI weisen die 24 Querschnitte durch den Primitivhöcker ein ziemlich schmales Blastemgewebe auf. Eine Primitivrinne fehlt darauf gänzlich. Auf dem achten Schnitte vor dem Primitivhöcker ist das Ectoderm überall als dicke Platte abgespalten. Alsbald wird die flache Einsenkung der Medullarrinne sichtbar. Sechs Schnitte weiter nach vorn ist die Chorda von den Mesoblastblättern völlig abgetrennt; sie hängt nur noch locker mit dem Entoderm zusammen, von welchem sie sich erst nach zwölf Schnitten absetzt. Dabei zeigt die Chorda überall einen platten, gestreckten Querschnitt.

In den Schnitten durch den vorderen Teil dieses Embryos wiederholen sich die schon oben besprochenen Erscheinungen.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleich mit den Befunden bei andern Reptilien.

Der Kupfferschen Kanal und damit das ursprüngliche Prostom schließt sich bei der Ringelnatter sehr früh, wenn die Embryonen sich noch im Stadium der Falterform befinden. Der Verschluß erfolgt so vollständig, daß in der Regel weder in den Schnitten noch im Flächenbilde eine Spur des Prostoms oder des Kupfferschen Kanals erkennbar ist. Auf der Oberseite läßt sich die Stelle des ursprünglichen Urmundes anfangs noch daran feststellen, daß die Vorderlippe als ganz schmale und schwache Leiste unterscheidbar

bleibt. Dieses Stadium, auf welchem sich das ursprünglich tiefe Prostom zu einer sanften Einsenkung abgeflacht hat, besitzt aber jedenfalls nur eine kurze Dauer. Bald entsteht an dieser Urmundstelle wieder eine tiefere Einsenkung, indem sich die Seitenlippen bzw. Seitenhöcker merklich emporwulsten und zugleich bis zu einem bestimmten Grade medianwärts vorwachsen. Die so entstehende Rinne ist wesentlich schmäler als das ursprüngliche Prostom und fällt hinter dem Hinterrande der Vorderlippe in die Tiefe, ohne, und das ist zu betonen, jemals auf der Unterseite zu perforieren. Nur bei zwei Embryonen, Fig. 3 und 4, verlief die Rinne etwas schräg nach vorn unter die Vorderlippe, letztere etwas emporhebend. Auch hier kann von einem Kanal keine Rede sein, es ist nur eine breite Tasche oder ganz flache Nische entstanden. Nach hinten rücken die Seitenlippen weit auseinander. Dadurch entsteht zwischen ihnen eine breite Rinne, die sich von hinten nach vorn verengt und vertieft. Diese Metastomrinne führt zur tiefsten Stelle unter den hinteren Vorderlippenrand hinab.

In der Medianlinie der Metastomrinne erhebt sich bei allen diesen Embryonen eine mehr oder minder plastisch hervortretende, oft ziemlich lange Metastomleiste, die aus Ectoblastemgewebe besteht. Von der Vorderlippe ist die Leiste durch die Metastomeinsenkung getrennt. Auch befinden sich zwischen den Seitenlippen und der Metastomleiste meistens breitere Furchen. Daß bei diesen Bildungen im einzelnen Abweichungen vorkommen, haben die obigen Ausführungen gezeigt und lehrt ein Blick auf die Tafelfiguren.

Während heute die embryonale Entwicklung der Reptilien auch bezüglich der frühen Stadien bei verschiedenen Vertretern dieser Klasse eingehend untersucht ist (vgl. unten die Literaturangabe), sind bei diesen Untersuchungen merkwürdigerweise die obigem Metastomstadium entsprechenden Stadien direkt nach erfolgter Perforation des Urdarmes, wo die Bildung der Primitivrinne sich einleitet, wenig bekannt geworden. Es hat das wohl seinen Grund darin, daß diese Übergangsstadien, wie schon früher erwähnt wurde, nur von kurzer Dauer sind und deshalb sehr selten und schwer beschafft werden können. Die schon mehrfach zitierte Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter von Ballowitz ist das einzige Werk, in welchem auf diese Stadien näher eingegangen wird.

Vergleicht man das Metastom der Ringelnatter mit den Befunden, welche Ballowitz bei entsprechenden Stadien der Kreuzotter feststellt, so ergeben sich einige Unterschiede.

Bei der Kreuzotter hat sich der KUPFFERsche Kanal oft noch nicht geschlossen, er wird zwar immer kürzer und schmäler, aber »schließlich kann aus ihm hinter der Vorderlippe ein einfacher, kurzer, lochartig direkt von oben nach unten führender Gang hervorgehen, welcher im vordersten Teil der Metastomrinne gelegen ist und die Kommunikation des Subgerminalraumes mit der Keimoberfläche aufrecht erhält«[1]. Somit besteht also bei der Kreuzotter noch nach Ausbildung des typischen Metastomstadiums auf der Unterseite eine Perforationsöffnung des Urdarmes, ein eigentliches »Metastom«, allerdings nicht bei allen Embryonen.

Die Ausprägung dieser Verhältnisse wurde bei der Ringelnatter vermißt. Ebenfalls war eine »sekundäre Metastomrinne«[2] nicht zu beobachten. Ferner sind bei der Ringelnatter, wie bereits bei Besprechung der betreffenden Serien erwähnt wurde, die Epithelwülste im Flächenbilde nicht merklich abgesetzt; jedenfalls aber »springen sie nicht lippenartig aus der Fläche vor«[1], wie es bei der Kreuzotter der Fall ist. Meistens sind die Epithelwülste nur auf den Querschnitten nachzuweisen. Sie bestehen aus hohem Cylinderepithel, das sich auch in die Seitenwandung der Rinne nach unten umbiegt. Die Zellen sind an dieser Stelle dicht gedrängt, und dadurch erscheinen die Seitenlippen auf dem Querschnitt intensiver gefärbt, so daß sie sich auf diese Weise von dem Ectoblastem etwas abheben.

Die ganze Metastomrinne ist bei der Ringelnatter breit, bei der Kreuzotter dagegen auffallend eng, so eng, daß die Metastomleiste fest darin eingeklemmt und oft förmlich zusammengepreßt wird. Die Enge der Metastomrinne ist dadurch bedingt, daß die Seitenlippen und die lateralwärts davon liegenden Ectoblastemwülste das Bestreben zeigen, energisch zur Medianlinie zu wachsen. Dabei scheint die größte Energie von den hintersten Enden der Seitenflügel entwickelt zu werden, denn das hintere Ende der Metastomrinne zeigt sich überall am stärksten und am ersten eingeengt. Dadurch wird hier die Metastomleiste, wenn sie lang genug ist und über das hintere Ende der eigentlichen Embryonalanlage hinausragt, merklich eingeschnürt, bisweilen sogar von der Seite her etwas überwachsen. Ist die Metastomleiste kürzer, dann wachsen die Enden der Seitenflügel hinten bis auf eine ganz schmale Spaltrinne zur Medianlinie vor, während die vorderen Partien der Seitenhöcker durch die Metastomrinne noch auseinander gehalten werden, hier eine kurze Leiste,

---

[1] BALLOWITZ, Kreuzotter. l. c. S. 124. [2] Daselbst S. 125.

einen »Metastompfropf«, allseitig fest umschließend. Einen solchen Metastompfropf konnte ich bei der Ringelnatter auf keinem einzigen Stadium feststellen, stets fand sich hier eine lange, meistens hinten aus der Metastomrinne herausragende Leiste. Der Umstand, daß die breitere Leiste überall frei in der Rinne liegt und von den Seitenlippen meist durch einen ziemlich weiten Raum getrennt bleibt, läßt erkennen, daß hier ein so intensives medianwärts gerichtetes Vordrängen der Seitenhöcker — wenigstens ihrer oberen Schichten — nicht, oder doch nur bis zu einem gewissen Grade in Tätigkeit getreten ist.

Radiäre Streifungen, die an dem hinteren Embryonalende der Ringelnatter auf den Metastomstadien häufig sind und die Metastomrinne bisweilen mit einem zierlichen Strahlenkranze umgeben (Fig. 3 und 4 auf Taf. IV), fehlen bei der Kreuzotter vollständig. Über Beschaffenheit dieser Streifungen siehe oben S. 70 ff. und 76. Hier sei nur noch hervorgehoben, daß das Vorrücken dieser Streifenwülste zur Mitte und nach vorn hin infolge eines in die Metastomeinsenkung weisenden Druckes hier im vorderen Teile der Metastomrinne stärkere Kompressionen hervorrufen muß. Daher erscheint auf den Stadien mit den charakteristischen Streifungen die Metastomleiste — besonders ihre vordere Partie — mehr emporgepreßt. Weiter nach hinten, wo die Kompressionen naturgemäß nicht so stark sind, bleibt auch die Leiste niedriger. Wenn diese Streifenwülste ihre Hauptaufgabe erfüllt haben, die wohl darin besteht, schnell und reichlich Bildungsmaterial zur ersten Anlage der Primitivorgane besonders durch Ansammlung von Primitivblastem herbeizuführen, so tritt naturgemäß ein Nachlassen der Kompressionen ein, und die Metastomleiste scheint dann — zum Teil wenigstens — nach und nach wieder in das Blastem zurückzusinken.

Diese charakteristische Streifung, die BALLOWITZ schon bei den früheren Falterstadien der Ringelnatter[1] zuerst in ihren Anfängen beobachtet hat, ist meines Wissens bei andern Reptilien noch nicht festgestellt worden.

WILL[1] bildet einige den Metastomstadien der Ringelnatter entsprechende Stadien des Gecko ab, bei welchen der ganze Blastoporus eine der Metastomrinne der Ringelnatter sehr ähnliche Gestaltung aufweist. WILL faßt diese Rinne als noch nicht ganz vollendete Primitivrinne auf, deren Boden von einem »Entodermpfropf« gebildet

---

[1] l. c.

wird. Er bemerkt dann weiterhin, daß auch bei *Cistudo lutaria* »der Entodermpfropf wie beim Gecko und den Amphibien den größten Teil des Blastoporus verstopft«[1].

Vorher hat WILL ebenfalls schon festgestellt, daß sich auch beim Gecko der Urmund und der KUPFFERsche Kanal nach erfolgter Perforation bald wieder schließt.

Auch von der Ringelnatter berichtet WILL, daß sich der Urmund früh schließt; nähere Mitteilungen hat dieser Autor darüber aber nicht gemacht.

Bei *Lacerta* ist das nach den Untersuchungen von STRAHL[2] nicht der Fall, sondern bei diesem Reptil geht der KUPFFERsche Kanal direkt in den Canalis neurentericus über, ohne sich vorher ganz geschlossen zu haben.

Für *Hatteria* gilt nach SCHAUINSLAND[2] dasselbe.

Nach Verschluß der Metastomrinne verschmälern sich die Embryonen der Ringelnatter, wie ich fand, sehr bald und nehmen jetzt im allgemeinen plastischere Formen an, indem sich an ihrem Vorderrande die Gehirnhöcker vorwulsten und an ihrem Hinterende ein ansehnlicher Primitivhöcker zur Ausbildung kommt. Der Primitivhöcker tritt auf der Unterseite meist halbkugelig hervor, auf der Oberseite liegt er flach oder doch nur wenig gewölbt und ist somit mehr als Primitivplatte ausgeprägt. Auf ihm verläuft die schmale Primitivrinne; sie steht anfangs mit der Rückenfurche in Kommunikation, später ist sie isoliert. Hinten zeigt die Primitivrinne regelmäßig eine charakteristische Gabelung, die Grenzfurchen, welche zwischen sich einen dreieckigen, interlabialen Zwischenhöcker fassen.

Vorn differenzieren sich aus dem Primitivblastem die Primitivorgane, wobei sich das Blastem hinten beständig regeneriert. Bei der Kreuzotter findet derselbe Prozeß statt: »Von diesem Primitivblastem wachsen nun beständig die Primitivorgane und zwar das später zum Medullarepithel werdende Ectoderm, Chorda und seitliche Mesoblastplatten nach vorn bzw. lateralwärts vor. Untersucht man in den Querschnittserien der Stadien vor Ausbildung der Medullarrinne die vordere Grenze des Primitivblastems, so findet man hier regelmäßig die oberflächliche epitheliale Schicht des Primitivblastems in direktem, breitem Zusammenhang mit der Chorda und den seitlichen Mesoblastplatten. An dieser Stelle differenzieren sich diese

[1] l. c. Zoolog. Jahrbücher, Bd. IV. S. 543.

[2] l. c.



Organe aus dem Primitivblastem heraus, vor dieser Stelle sind sie voneinander getrennt[1].«

Auch die andern Verhältnisse in bezug auf die Primitivrinne und den Primitivhöcker sind bei der Kreuzotter im wesentlichen ganz dieselben. Allerdings fehlt auf der Oberseite des Primitivhöckers, wie ja auch schon bei den vorhergehenden Metastomstadien, jegliche Spur der charakteristischen Streifung, die bei der Ringelnatter auch nach Ausbildung der Primitivrinne meist erhalten bleibt. Doch tritt diese Radiärstreifung jetzt nicht mehr in der früheren Ausdehnung auf, sie ist fast durchweg nur auf die äußeren Randpartien des Höckers beschränkt, wo sie oft noch sehr deutlich beobachtet werden kann, ein Zeichen, daß immer noch Kompressionen zur Primitivrinne hin und Zellstauchungen stattfinden.

Auf der Oberseite setzen sich die lateralen Ränder der Primitivplatte häufig sehr scharf von der Keimhaut ab, so daß hier im Oberflächenbilde tiefe Schatten liegen. In diesen Fällen sind auf den Querschnitten oft tiefe Seitenfurchen sichtbar, in denen sich der laterale Rand der Primitivhöckerplatte schräg nach unten zur Mitte des Höckers einsenkt, wie es die Textfig. *2a*, *3b* und besonders *3c* illustrieren.

Bezüglich der Proamniosfalte und der Gehirnhöckerplatte, sowie der Medullarrinne, welche sich auf diesen Stadien zu bilden beginnen, treten von den Befunden, welche BALLOWITZ bei entsprechenden Stadien der Kreuzotter macht, keine wesentlichen Unterschiede zutage.

Beim Gecko sind die Stadien mit der ersten Anlage der Primitivrinne noch ziemlich breit, wie aus den Abbildungen WILLS hervorgeht. Die Primitivrinne liegt auf einem deutlichen Primitivstreifen und erscheint als eine etwas extramediane, manchmal auch gebogene Spaltrinne, die eine Gabelung nicht besitzt. Dagegen hebt WILL ausdrücklich hervor, daß sich die Rückenfurche vor der Spitze des Primitivstreifens in zwei etwas asymmetrische Schenkel gabelt[2]. Eine Kommunikation zwischen Rücken- bzw. Medullarfurche und Primitivrinne besteht anscheinend beim Gecko nicht. Ebenfalls werden auch stets radiäre Streifungen des Hinterendes vermißt.

Bei *Lacerta agilis* tritt nach KUPFFER[3] die Proamniosfalte sehr früh auf. Bereits auf den Stadien, wo sich das Prostom zu verengen beginnt, biegt sich der Vorderrand der Gehirnhöckerplatte unterhalb der Proamniosfalte in die Tiefe gegen den Dotter.

[1] BALLOWITZ, Kreuzotter, l. c. S. 147.
[2] L. WILL, l. c. Zoolog. Jahrbücher Bd. VI. 1893. S. 154.
[3] l. c.

STRAHL[1] bringt etwas spätere Stadien von *Lacerta agilis* zur Darstellung, auf denen sich vorn die niedrige Amniosfalte gebildet hat, an welche die Medullarwülste heranreichen. An ihrem hinteren Ende besitzt die enge Medullarrinne eine scharfe Gabelung, welche »die aus zwei Flügeln bestehende Eingangsöffnung des Kanals« darstellt. Auf der Unterseite tritt die Mündungsöffnung dieses neurenterischen Kanals als »tiefe Nische« deutlich in die Erscheinung.

Mit bezug auf den Primitivhöcker bemerkt STRAHL: »Man kann den Primitivstreifen als indifferentes Material ansehen, aus dessen Zellen heraus sich beliebige Teile des späteren Embryonalkörpers entwickeln können[2].«

Bei der Blindschleiche fand BALLOWITZ[3] ebenfalls die Proamniosfalte früher als bei *Tropidonotus* entwickelt. Sie tritt schon auf, wenn der Blastoporus noch offen ist. Letzterer zeigt auf der Oberseite dieser Stadien eine punktförmige, einem Nadelstich ähnliche Öffnung. An zwei Embryonen stellte BALLOWITZ zwei symmetrisch geschwungene, von dieser Öffnung nach hinten divergierende Hakenschenkel fest, die ein keilförmiges Feld zwischen sich schlossen. Auf zwei andern Embryonen ging von dem punktförmigen Urmund nur ein einziger kurzer, linearer Spalt aus. Letzterer lag in der Medianlinie und besaß eine beträchtlichere Tiefe als die Hakenschenkel. Auf der Unterseite dieser Stadien war die Perforationsöffnung des Urdarmes noch sichtbar. Die drei Abteilungen im vorderen Teile der Embryonalanlage werden bei der Blindschleiche vermißt. Auch von der Radiärstreifung ist keine Spur vorhanden.

Nach MITSUKURI[4] wird bei entsprechenden Stadien von *Chelonia*, *Trionyx* und *Clemmys*, die schon eine enge Medullarrinne sowie die Proamniosfalte ausgebildet haben, der Primitivhöcker, welcher die Gestalt eines dicken Knopfes zeigt, noch schräg von dem Kanal durchbohrt. Die obere Öffnung desselben erscheint meist U-förmig gekrümmt. Die nach hinten gerichteten Schenkel fassen den Dotterpfropf (»Yolk-plug«) zwischen sich. Letzterer wird einerseits durch die gegeneinander wachsenden hinteren Enden der Medullarwülste etwas nach hinten abgedrängt, anderseits wandert er auch

[1] STRAHL, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1882.

[2] l. c. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1882. S. 258.

[3] BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis*) Teil I. l. c.

[4] l. c.



selbständig nach hinten. Dabei hinterläßt er eine anfangs kurze, später mit dem weiteren Abweichen des Dotterpfropfes länger werdende, mediane Vertiefung, die »Primitive-groove«. Dieselbe verbindet also die Medullarrinne mit der U-förmigen, den Dotterpfropf umschließenden Einsenkung. Der Dotterpfropf verliert späterhin seine Bedeutung. Er wird nicht vom hinteren Körperende aufgenommen, sondern kommt als belangloses Stück dahinter zu liegen.

Bei *Trionyx* fehlt eine derartige Primitive-groove.

Diese Befunde Mitsukuris bei *Chelonia* konnte Schauinsland[1] bei *Hatteria* im wesentlichen bestätigen.

Zum Schlusse habe ich eine Pflicht der Dankbarkeit zu erfüllen. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ballowitz, für seinen freundlichen Rat und seine stets bereitwillige Hilfe bei Fertigstellung der vorliegenden Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Münster i. W., im Juli 1906.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

H. Strahl, Über den Canalis myeloentericus der Eidechse. Marburger Sitzungsber. 1880.

— Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Anat. Abt. 1882.

C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1882.

C. K. Hoffmann, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Diese Zeitschrift, Bd. XL. 1884.

— Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XI. 1886.

U. Gerhardt, Die Keimblattbildung bei Tropidonotus natrix. Mit einem Vorwort von Oscar Hertwig. Anat. Anz. Bd. XX. Nr. 10/11. 26. Nov. 1901.

L. Will, Zur Entwicklungsgeschichte des Geckos. Biolog. Centralbl. Bd. X. 1890—91.

— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facetanus Schreib.). Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. VI, 1893.

— Über die Verhältnisse des Urdarms und des Canalis neurentericus bei der Ringelnatter (Tropidonotus natrix). Biolog. Centralbl., Bd. XIX, 1899.

[1] l. c.

MEHNERT, Gastrulation und Keimblattbildung der Emys lutaria taurica. Morpholog. Arbeiten von SCHWALBE. Bd. I. 1892.

K. MITSUKURI, On the Processus of Gastrulation in Chelonia. Journal of the College of Science, Imperial University Japan. Vol. VI. 1893.

—— On the Fate of the Blastopore, the Relations of the Primitive Streak and the Formation of the Posterior End of the Embryo in Chelonia, together with Remarks on the Nature of Meroblastic Ova in Vertebrates. Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. X. 1896.

SCHAUINSLAND, Zur Entwicklung von Hatteria. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin, Math. phys. Klasse 1898.

—— Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anat. Anz., Bd. XV. Nr. 17/18 1899.

E. BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Ringelnatter (Tropidonotus natrix Boie) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Diese Zeitschr. Bd. LXX. Nr. 4. 1901.

—— Urmundbilder im Prostomstadium des Blastoporus bei der Ringelnatter. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1902.

—— Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (Pelias berus Merr.). Teil I, Jena 1903.

—— Die Gastrulation bei der Blindschleiche (Anguis fragilis L.). Teil I. Die Gastrulationserscheinungen im Flächenbild. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIII. Siehe auch Morpholog. Arbeiten aus dem anatomischen und zootomischen Institut der Königlichen Universität Münster. Hft. I. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Vorbemerkung.

Die Flächenbilder wurden nach ungefärbten Präparaten der Ringelnatter angefertigt. Nur der Embryo der Fig. 4 war vor der Herstellung des Flächenbildes mit Boraxkarmin gefärbt. Die Embryonen lagen in Alkohol auf dunkler Unterlage und wurden bei Lupenvergrößerung in auffallendem Lichte gezeichnet. Dabei mußten sie mit einem feinen Pinsel in verschiedene bestimmte Schrägstellungen gebracht werden, um alle Einzelheiten und die oft sehr zarte Plastik festhalten zu können. »Da nur vom Ei abgelöste Keimhäute zum Abzeichnen benutzt wurden, so kombinieren sich in den Zeichnungen die durch das Oberflächenrelief gegebenen Schattierungen etwas mit dem bei der Transparenz des Objektes durch die Dickendifferenzen bedingten Bilde des Embryos. Das gilt auch besonders für die dicken, der Unterseite der Keimhaut angelagerten Entodermzellstränge, welche als weißliche, durchschimmernde Massen in den Bildern der Keimoberfläche mit angegeben wurden[1].«

In allen Flächenbildern sind die Embryonen auf den Tafeln vertikal, das Hinterende nach unten gerichtet, dargestellt.

Die Vergrößerung der Figuren ist ungefähr eine 20fache; die Fig. 1 ist etwas kleiner geraten.

[1] BALLOWITZ, Ringelnatter, l. c., S. 730.

Die Fig. 1, 3, 4 und 7 der Taf. IV wurden von Zeichnern, alle übrigen von mir gezeichnet und von Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ revidiert.

Tafel IV.

Fig. 1. Unmittelbar an die Falterform anschließendes Stadium. Vorderlippe noch ungeteilt.

Fig. 2. Die Vorderlippe ist von einer engen, extramedianen Verbindungsfurche durchtrennt, an die sich eine kurze Primitivrinne und dann eine breite Metastomrinne anschließt.

Fig. 2*a*. Unterseite zu 2. Am Hinterende zwei getrennte Höcker, zwischen denen die Chorda ansetzt. Vorn sind Entodermzellmassen aufgelagert.

Fig. 3 und 4. Plastische Radiärstreifungen am Hinterende mit weißem Längswulst in der Metastomrinne. Die Enden der Vorderlippe gehen in die Streifung über.

Fig. 5 und 6. Die Radiärstreifung fehlt. Flache, breite Rückenfurche.

Fig. 7. Vorderlippe nicht mehr zu erkennen. Es besteht eine lange etwas extramediane Primitivrinne.

Tafel V.

Fig. 8. Letzter Embryo der ersten Gruppe. Lange, schnurgerade Primitivrinne.

Fig. 8*a*. Unterseite zu Fig. 8. Unpaarer, querovaler Primitivhöcker.

Fig. 9—12. Die Primitivrinne in Kommunikation mit der schmalen Medullarfurche. In den Fig. 9 und 10 ist eine Grenze zwischen Medullarfurche und Primitivrinne nicht festzustellen. In Fig. 12 ist die Primitivrinne linear. An ihrem hinteren Ende die charakteristische Gabelung, die Grenzfurchen, welche den keilförmigen Zwischenhöcker umfaßt.

Fig. 12*a*. Unterseite zu Fig. 12. Der Primitivhöcker halbkugelig vorgewölbt. Vorn die Gehirnhöcker sehr deutlich ausgeprägt.

Fig. 13. Neben dem hinteren Teile der Medullarrinne erheben sich deutliche Medullarwülste. Der Vorderrand der Gehirnhöckerplatte senkt sich in einer Querfurche in die Tiefe. Davor die Proamnionfalte.

Tafel VI.

Fig. 14. Die Primitivrinne ist flach und schwer zu sehen. Vorn eine sichelförmige Proamnionfalte.

Fig. 14*a*. Unterseite zu Fig. 14. Primitivhöcker queroval. Kopfdarmnische angelegt.

Fig. 15. Die Primitivrinne fehlt bis auf die Gabelung. Die Medullarfurche ist eng und tiefer, begleitet von deutlichen Medullarwülsten. Vorn eine niedrige Proamnionfalte.

Fig. 16. Die Primitivrinne schließt sich unmittelbar an das Hinterende der Medullarfurche an.

Fig. 17. Die Medullarfurche endigt mit einer kurzen Gabelung, aus welcher eine gerade Primitivrinne nach hinten ragt, die ohne Gabelung bleibt.

Fig. 18. Die Primitivrinne wird vermißt. Ganze Anlage sehr flach.

Dendrogaster arborescens und Dendrogaster ludwigi, zwei entoparasitische Ascothoraciden.

Von

Otto le Roi.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut in Bonn.)

Mit Tafel VII und VIII.

Nach der von KNIPOWITSCH (1892) vertretenen Auffassung zerfallen die Cirripedien in zwei Hauptgruppen, deren eine die Ascothoraciden bilden, während der andern alle übrigen Rankenfüßler in einer nach WELTNER (1897) bereits 52 Gattungen mit etwa 330 Arten aufweisenden Anzahl angehören.

Die Gruppe der Ascothoraciden wurde 1880 von DE LACAZE-DUTHIERS (1880) aufgestellt und enthielt bisher nur vier Genera mit je einer Art, nämlich *Laura gerardiae* de Lacaze-Duthiers (1880, 1883), *Petrarca bathyactidis* Fowler (1890), *Synagoga mira* Norman (1887) und *Dendrogaster astericola* Knipowitsch (1891, 1892).

Bei seinen Untersuchungen an Echinodermen entdeckte Herr Geh. R. Prof. Dr. LUDWIG im Laufe der Zeit eine Reihe von entoparasitischen Organismen, welche den Ascothoraciden nahezustehen scheinen. Ich fühle mich gedrungen, Herrn Geh. R. Prof. Dr. LUDWIG für seine große Liebenswürdigkeit, mit der er mir dieses interessante und wertvolle Material zur Bearbeitung überlassen hat, herzlichst zu danken.

Als erste Frucht meiner Untersuchungen der fraglichen Parasiten gebe ich nachfolgend die ausführlichere Beschreibung zweier der Gattung Dendrogaster angehörenden neuen Arten, welche ich im vergangenen Jahre in einer vorläufigen Mitteilung[1] benannt habe.

Herrn Prof. Dr. W. VOIGT, der mir bei dieser Arbeit in freundlichster Weise mit Rat und Tat zur Seite stand, statte ich hiermit meinen lebhaften Dank ab.

[1] Siehe Literaturverzeichnis am Schlusse der Abhandlung.

I. Dendrogaster arborescens le Roi.

1. Allgemeines und äußere Beschreibung.

Zur Untersuchung lag mir nur ein Exemplar dieser Art vor, welches als Entoparasit in der Leibeshöhle eines von der deutschen »Valdivia«-Expedition vor Kapstadt, unter 33° 41′ südl. Breite, 18° östl. Länge in einer Tiefe von 178 m gesammelten Dipsacaster sladeni Alcock gefunden wurde. Das Aussehen des Seesternes ließ in keiner Weise auf die Anwesenheit eines Schmarotzers in seinem Innern schließen.

Die nach einer Photographie hergestellte Fig. 1, Taf. VII liefert ein anschauliches Bild von der äußeren Gestalt des freigelegten Parasiten und von seiner Lagerung in dem Wirtstiere. An dem dorsoventral abgeplatteten und im allgemeinen symmetrisch gebauten Tiere ließen sich unschwer zwei Hauptteile unterscheiden, ein stumpf endendes kegelförmiges Mittelstück, sowie zwei an dessen Basis jederseits abzweigende reichverästelte Anhänge. Das kegelförmige Mittelstück krümmte sich in seinem vorderen Drittel leicht nach aufwärts und besaß an der Abflachung seines Vorderendes eine infolge der Krümmung des Teiles schräg nach oben gerichtete Spalte. Die Basalteile der beiden Anhänge, die ich als »Hauptarme« bezeichne, gabelten sich nach kurzem Verlaufe in je zwei Äste, einen oberen und unteren »Nebenarm«, welche nach ihren Spitzen zu allmählich an Stärke abnahmen. Mehrfach zeigten sie an den Stellen, an denen größere Seitenäste abgingen, mehr oder weniger starke Einschnürungen. Nach rechts und links sandten sie zahlreiche Seitenverzweigungen von wechselnder Länge aus, die ihrerseits wiederum durchweg verschieden lange, öfters nochmals gefiederte lappenartige Fortsätze trugen. Die Seitenäste waren meist um so kleiner, je näher sie der Spitze der Nebenarme lagen. In der Regel entsprangen sie von gegenüberliegenden Stellen der Nebenarme, die eine durchlaufende Hauptachse darstellten, nicht selten aber ließen sie jede Regelmäßigkeit in der Anordnung vermissen. Alle, auch die äußersten Verästelungen, zeigten eine dorsoventrale Abflachung und waren in einer Ebene angelegt, wenn sie auch durch Kontraktionen des Tieres nach verschiedenen Richtungen abstanden.

Der Parasit besaß eine weißlichgelbe Farbe, dürfte aber im Leben, wie dies von andern Ascothoraciden bekannt ist, durch Pig-

ment lebhafter gefärbt sein. Spuren von Pigmentzellen waren bei der histologischen Untersuchung der Gewebe nicht aufzufinden und sind wohl durch das Konservierungsmittel, den Alkohol, ausgezogen worden.

Allenthalben in den Verzweigungen schimmerten zahlreiche, dunkler gelbgefärbte Eier durch die Mantelwände hindurch.

Die Länge des Mittelstücks betrug 9,5 mm. Die äußersten Enden der beiden oberen Nebenarme waren 50 mm voneinander entfernt, die Enden der unteren Nebenarme 56 mm. Da die Arme mannigfache Krümmungen und Verkürzungen aufwiesen, ließen sich keine genaueren Messungen vornehmen, sondern es war nur festzustellen, daß sie nahezu die gleiche Länge besaßen.

Wie Fig. 1, Taf. VII zeigt, lag das mit seinem verjüngten Ende dem Rande des Seesternes zugewendete Mittelstück in einem Interradius des Dipsacaster, während sich die beiden oberen Nebenäste eine Strecke weit in die benachbarten Arme des Seesterns hineinzogen. Die unteren Nebenäste ragten in die Leibeshöhle der Scheibe hinein und legten sich zum Teil dem Darm des Wirtes an. Trotz der verhältnismäßig ansehnlichen Größe des Schmarotzers erwiesen sich die in dem betreffenden Interradius befindlichen Ovarien des Seesterns, denen der Parasit aufgelagert war, als normal und nicht verkümmert. Die Verzweigungen des Cirripeds waren vielfach um vorspringende Skeletteile des Dipsacaster geschlungen. Bei dem Herauspräparieren des Exemplars, das ohne besondere Schwierigkeiten von statten ging, zeigte es sich, daß keinerlei innigere Verbindungen zwischen Parasit und Wirt bestanden.

Auf der Oberfläche des Mittelstücks fand sich bei genauerer Betrachtung ein unregelmäßiges Maschenwerk von feinen Furchen. Von gleicher Beschaffenheit war die Oberfläche der kurzen Hauptarme. Auf den Nebenarmen ließen sich nur hier und da feine parallele Furchen erkennen.

Bei der Untersuchung des einzigen mir zur Verfügung stehenden Tieres verfuhr ich in der Weise, daß ich unmittelbar am Mittelstücke behutsam die Hauptarme abtrennte. Das Mittelstück, sowie Teile der Arme zerlegte ich nun in geeigneter Weise in Schnitte und gewann aus diesen Schnittserien durch Flächenrekonstruktion ein Bild vom inneren Bau des Schmarotzers. Da mir, wie gesagt, nur ein Exemplar des Parasiten vorlag, konnte ich nicht alle Einzelheiten eines Baues mit hinreichender Sicherheit ermitteln, vermochte aber dennoch seine Organisation in den wesentlichsten Punkten festzustellen.

Auch eine Reihe histologischer Details ließen sich an dem in Alkohol ziemlich gut konservierten Krebse erkennen.

Von Färbemitteln lieferte Hämatoxylin nach DELAFIELD in Verbindung mit Orange G oder Eosin die besten Ergebnisse.

Bei der Rekonstruktion des Schmarotzers erkannte ich, daß er dem von KNIPOWITSCH (1891, 1892) ausführlich beschriebenen *Dendrogaster astericola* aus dem Weißen Meere nahesteht, der als Entoparasit in *Echinaster sanguinolentus* und *Solaster endeca* lebt. Ein Vergleich dieser Art mit *D. arborescens* zeigt, daß beiden Tieren der Grundplan des äußeren Baues gemeinsam ist. KNIPOWITSCH (1892) unterscheidet bei *D. astericola* gleichfalls einen mittleren und zwei seitliche Teile. Die Seitenteile weisen, wie diejenigen von *D. arborescens*, wieder eine Gliederung auf in je einen Hauptarm, der sich in zwei Teile gabelt. Während aber diese Gabelung bei *D. arborescens* sehr scharf ausgeprägt ist, tritt sie bei *D. astericola* weniger in Erscheinung. Die Seitenteile der letzteren Art besitzen nur eine wenig tief einschneidende Gliederung in Lappen und zwar zerfallen die beiden oberen Seitenteile in je drei Lappen, die beiden unteren in je zwei Lappen. Bei *D. arborescens* ist im Gegensatz hierzu die Gliederung bedeutend weiter fortgeschritten, wie ein Blick auf Fig. 1 und 2, Taf. VII lehrt. An Stelle der wenigen Hauptlappen der Seitenteile von *D. astericola* findet sich bei *D. arborescens* — wie oben geschildert — eine große Zahl von kleinen, oft nochmals gefiederten Ästchen, die von den ungeteilt verlaufenden Nebenarmen als Achsen ausgehen. Hierdurch gewinnt die neue Art ein durchaus verschiedenes, charakteristisches Aussehen, das ich durch den ihr verliehenen Namen »*arborescens*« zum Ausdruck zu bringen versuchte.

Einen weiteren Unterschied der hier beschriebenen Art von *D. astericola* bildet ihre Größe. Dem größten Längsdurchmesser von 10 mm und der größten Breite von 10—11 mm bei dem umfangreichsten geschlechtsreifen der fünf von KNIPOWITSCH untersuchten Exemplare von *D. astericola* stehen bei *D. arborescens* als größte Länge 41 mm, als größte Breite 56 mm gegenüber. Die Maße von *D. arborescens* übertreffen also ganz bedeutend diejenigen von *D. astericola*.

2. Innerer Bau des Tieres.

In seinem inneren Bau kommt *D. arborescens* in vielen Punkten *D. astericola* nahe. Dennoch sehe ich mich veranlaßt, seine anatomischen und histologischen Verhältnisse eingehend zu schildern, da die

ausführliche Arbeit von KNIPOWITSCH (1892) über *D. astericola* in russischer Sprache geschrieben und infolgedessen der Mehrzahl der Zoologen unverständlich ist.

Dasjenige, was man bei der äußeren Betrachtung des Parasiten sieht, ist nur sein Mantel, welcher durch Zusammenwachsen und bedeutende Ausdehnung der weichgebliebenen Schalenklappen, die das Tier in seinem cyprisartigen Jugendstadium besitzt, entstanden ist. Der eigentliche Körper des Krebses liegt erst im Inneren des Mantels und zwar nimmt er nur etwa das vordere Drittel des Mittelstücks ein (Taf. VII, Fig. 3). Auf einem großen Teile seiner Rücken- und Seitenflächen geht er in die Mantelwände über, in welche außerdem vorzugsweise Verästelungen des Magens und der größte Teil der Geschlechtsorgane eintreten.

Nach diesen kurzen orientierenden Bemerkungen gehe ich zur genaueren Beschreibung des Tieres über.

A. Körpergestalt.

Der eigentliche Körper des Krebses, der nur einen im Verhältnis recht kleinen Teil der gesamten Masse des Parasiten ausmacht, befindet sich also in der Mantelhöhle des vorderen Drittels des Mittelstücks (Taf. VII, Fig. 3). Von den drei Körperabschnitten Kopf, Thorax und Abdomen ist nur der Kopfteil mit einiger Sicherheit abzugrenzen, wenn auch er ohne abzusetzen mit dem Thorax verwachsen ist. Thorax und Abdomen gehen ineinander über und besitzen zwar Einsenkungen, aber keine deutliche Gliederung, so daß sich die Zahl ihrer Segmente nicht feststellen ließ, wenigstens nicht aus den mir vorliegenden Schnittserien. KNIPOWITSCH (1892) vermochte bei *D. astericola* gleichfalls keine deutliche Gliederung wahrzunehmen, nimmt aber unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei den jungen Tieren wohl mit Recht an, daß der Thorax aus sechs und das Abdomen aus vier Segmenten zusammengesetzt ist. Der hintere, kleinere Teil des Körpers, der wahrscheinlich das Abdomen darstellt, ist umgeschlagen und zieht sich parallel dem größeren übrigen Teile nach oben und vorn bis annähernd an die Basis des Kopfkegels, wo er abgerundet endet. Nur dieser letztere, sowie ein kleiner Endabschnitt des Abdomens liegen völlig frei in der Mantelhöhle. Der übrige Teil des Körpers geht auf seiner Dorsalseite und großen Strecken der Seitenflächen in die Mantelwand über. Nach dem Ende des Abdomens zu verschmälert er sich ziemlich rasch und ist in seiner ganzen Ausdehnung ein wenig seitlich zusammengedrückt. Füße oder Fußrudi-

mente fehlen gänzlich, wenigstens bei dem entwickelten weiblichen Individuum, das hier besprochen wird. Die Länge des Körpers von der Spitze des Kopfes bis zum Ende des Abdomens beträgt 6,2 mm.

B. Antennen.

Auf den Seiten des Kopfabschnittes etwa an der Stelle, wo derselbe in den Thorax übergeht, entspringt ein Paar kräftiger viergliedriger Antennen von 0,72 mm Länge (Taf. VII, Fig. 4). Die Höhe der einzelnen Glieder übertrifft ihre Breite um das $1^1/_2$- bis 2fache. Das erste oder Basalglied besitzt die größte Höhe und Breite. Wenig kleiner ist das folgende Glied, während das dritte Glied nur die halbe Höhe des Basalgliedes aufweist. Das letzte Glied erreicht nur etwa ein Drittel der Höhe des ersten Gliedes. Die Antennenglieder nehmen demnach von der Basis bis zum Ende nach und nach an Höhe ab, während wie bei den Antennen von *D. astericola* das dritte Glied die größte Länge besitzt.

Das letzte Antennenglied von *D. arborescens* trägt auf seiner Oberseite einen schwach sichelförmig gekrümmten Haken, der seine Spitze nach hinten wendet und dessen Größe nahezu gleich der halben Höhe des Gliedes ist. Vorn an der Basis dieses Hakens erheben sich zwei kleine spitze Borsten, die nach vorn und schräg nach oben gerichtet sind. Etwas unterhalb des Hakens trägt das Glied an seiner Vorderseite einen dünnen, ziemlich großen Anhang, der in halber Höhe zwei kleine, gerade nach vorn gewendete Borsten aufweist. Von *D. astericola* beschreibt Knipowitsch (1892) gleichfalls den Haken, sowie ein darunter entspringendes Anhängsel, hebt aber hervor, daß sich bei den erwachsenen Tieren an den letzten Antennengliedern keine Borsten vorfinden, im Gegensatz zu denjenigen der Larven, bei welchen außer den soeben beschriebenen noch einige weitere vorhanden sind. Da nun derartige Gebilde, wie diese kleinen Stacheln auf Schnitten nur schwierig nachzuweisen und zu verfolgen sind, liegt die Annahme nahe, daß auch die Antennen des ausgebildeten *D. astericola* mit Borsten versehen sind.

Alle Glieder sowie auch der sichelförmige Haken besitzen eine starke Chitinbekleidung. Die Börstchen und das Anhängsel des Terminalgliedes sind nur von einer dünnen Chitinschicht überzogen.

Die Glieder sind mit einer starken Muskulatur ausgerüstet, deren Bau ich im wesentlichen auf den Schnittserien verfolgen konnte. Das Endglied ist mit zwei Muskelfasern versehen, die sich mit einem Ende vorn an der Basis des sichelförmigen Hakens befestigen, nahe

nebeneinander verlaufen und eng zusammen in der Mitte des Hinterrandes des gleichen Gliedes sich ansetzen. Diese zwei Muskelfasern bewirken vermutlich eine Bewegung des Hakens nach vorn und abwärts. Nach dem Vorgange KNIPOWITSCHS (1892) bezeichne ich dieselben als Flexoren (Aufbieger, Beuger), hingegen diejenigen Muskeln, welche die Antennenglieder aufwärts bewegen, als Extensoren (Zusammenbieger, Strecker). Der Anhang des Terminalgliedes entbehrt der Muskulatur. Das dritte Glied besitzt zwei Muskeln. Betrachten wir den Verlauf derselben an der linken Antenne, so ergibt sich, daß sich ein als Beuger aufzufassender Muskel unten an der linken Außenseite des Hinterrandes des vierten Gliedes ansetzt, sich in der linken Gliedhälfte in senkrechter Richtung fächerförmig auffasert und mit den Enden dieser Fasern an den linken Hinterrand des dritten Gliedes befestigt. Der zweite Muskel besitzt den gleichen Bau, liegt aber in der rechten Hälfte des Gliedes und durchkreuzt in seiner Richtung den erstbeschriebenen. Er funktioniert als Zusammenbieger. Die beiden Muskeln des dritten Gliedes stellen, wie die enstprechenden von *D. astericola*, die am meisten entwickelten der ganzen Antenne dar. An der Außenseite des Hinterrandes des dritten Gliedes befestigen sich drei Muskeln. Der untere derselben, ein Flexor, zieht sich von der Mitte des Hinterrandes des dritten Gliedes schräg nach hinten und setzt sich am Unterrande des zweiten Gliedes an. Der zweite ist gleichfalls ein Beuger. Er beginnt etwas oberhalb des letztgenannten, geht schräg nach abwärts durch das zweite Glied hindurch und befestigt sich am Unterrande des ersten Gliedes. In gleicher Höhe mit diesem Muskel setzt sich der dritte am Hinterrande des dritten Gliedes an, erstreckt sich etwas nach abwärts durch das zweite und erste Glied und verläuft weiter in den Körper des Krebses. Vermutlich funktioniert er als Extensor. Außer diesen Muskeln befindet sich im oberen hinteren Teil des dritten Antennengliedes noch ein Paar Muskeln, über deren Verlauf und Funktion die Präparate nicht hinreichenden Aufschluß gaben. Die Bewegung des zweiten Gliedes geschieht durch einen Aufbieger, welcher am unteren Teile des Hinterrandes des zweiten Gliedes beginnt und sich mit seinem andern Ende neben dem Befestigungspunkt des zweiten Beugers des dritten Gliedes, also am unteren Rande des Basalgliedes ansetzt. Außerdem sind noch zwei Zusammenbieger vorhanden, welche sich zu beiden Seiten am oberen Drittel des Hinterrandes des zweiten Gliedes befestigen, in spitzem Winkel zusammenlaufen und mit der Muskulatur des Mantels in Verbindung

stehen. Das Basalglied entbehrt der eignen Muskulatur, ist also unbeweglich.

Aus diesen Beschreibungen geht hervor, daß die gesamte Antennenmuskulatur nur aus Flexoren und Extensoren besteht. Berücksichtigt man in Verbindung hiermit den Umstand, daß von der Basis nach der Spitze zu jedes Glied das folgende etwas von den Seiten umgreift, so ergibt sich, daß bei *D. arborescens* nur eine Bewegung der Antennen auf- und abwärts stattfinden kann, eine Eigentümlichkeit, welche von Knipowitsch (1892) auch bei *D. astericola* nachgewiesen ist.

Alle Muskeln der Antennen zeigen eine sehr deutliche Querstreifung. Die zugehörenden Kerne liegen ihnen auf, sind von länglich-ovaler Gestalt und messen 0,0112 mm. Sie werden wie alle Zellkerne von *D. arborescens* von zahlreichen kleinen Körnchen angefüllt. Die Matrix des Chitinbelags sowie das den übrigen Teil der Antennen einnehmende Bindegewebe haben den gleichen Bau wie im Körper des Tieres und werden auf S. 124 geschildert.

C. Mundwerkzeuge.

Am Kopfabschnitte lassen sich wie bei *D. astericola* an Mundwerkzeugen eine röhrenförmige Oberlippe und zwei Paar von dieser umschlossene spitz zulaufende Maxillen unterscheiden (Taf. VII, Fig. 5). In ihrer Gesamtheit bilden dieselben den Mundkegel, dessen Höhe an seiner Basis die Breite um das $1^1/_2$fache übertrifft. Querschnitte durch den Mundkegel sind in Fig. 6, Taf. VII, dargestellt.

Die Oberlippe ist nur in ihrem vorderen Teile röhrenförmig verwachsen. Weiter nach hinten weichen ihre beiden, vorn verwachsenen Seitenlappen auseinander, ziehen sich an der Seite des Kopfes etwas nach aufwärts und gehen an der Basis der Antennen in den Körper über. Den von ihr umschlossenen Hohlraum bezeichne ich als »Vorraum« (*H* in Fig. 5 u. 6, *a* u. *b*, Taf. VII). Knipowitsch (1892) hat dafür den Namen »Mundhöhle« angewendet, der leicht zu Irrtümern Anlaß geben kann, da doch der Hohlraum noch vor der eigentlichen Mundöffnung gelegen ist. Der Vorraum steht sowohl mit der Mantelhöhle als auch mit dem Oesophagus in Verbindung (Taf. VII, Fig. 5). Der röhrenförmige Teil der Oberlippe besteht nur aus einer dünnen Chitinschicht und läßt keine Matrixzellen erkennen (Taf. VII, Fig. 6 *a*). Nach der Basis zu wird das Chitin dicker und es zeigen sich deutlich die nahezu kubischen Zellen der Matrix, deren Zellgrenzen nur unklar hervortreten. Der Basalteil der Oberlippe um-

gibt den Oesophagus mit seiner Muskulatur (Taf. VII, Fig. 6*c* u. *d*) sowie Bindegewebe von gleichem Bau, wie dasjenige des übrigen Körpers, welches auf S. 124 beschrieben wird. Auf dem Querschnitte bietet die Oberlippe das Bild eines Dreiecks, dessen eine Ecke nach oben gewendet ist (Taf. VII, Fig. 6*c* u. *d*). Die beiden andern Ecken weisen etwa von der Stelle an, wo die ersten Maxillen beginnen, sehr starke Chitinverdickungen auf. Diese bilden, indem sie sich dort, wo die Seiten des eigentlichen Tierkörpers in den Mantel übergehen, in den Körper einsenken, zusammengedrückte Chitinröhren, die als Ansatzpunkte für einen Teil der Oesophagus-Muskulatur und den Musculus adductor scutorum dienen. Die »Chitinröhren« verlaufen ganz allmählich nach oben und der Mitte zu und enden nahe beieinander am Rande des am weitesten vorgeschobenen Teils des Magens, der unterhalb des den Endteil des Oesophagus einschließenden Zapfens (Taf. VII, Fig. 5 *B*) gelegen ist.

Die zweiten Maxillen werden, wie erwähnt, in ihrem Endteile von der Oberlippe rings umgeben und ragen nur mit ihren äußersten Spitzen daraus hervor (Taf. VII, Fig. 5, 6 *a* u. *b*, Mx_2). Durch das Zurücktreten der Seitenlappen der Oberlippe liegen sie im folgenden Abschnitte unbedeckt (Taf. VII, Fig. 6*c* u. *d*) und sind nach ihrer Basis zu fast völlig frei. Augenscheinlich sind sie ursprünglich getrennt angelegt, aber in entwickeltem Zustande auf den größten Teil ihrer Länge hin miteinander verwachsen. Nur ihre Endspitzen erscheinen unverschmolzen (Taf. VII, Fig. 6*a*). Als deutliches Zeichen der Verwachsung befindet sich an der Ventralseite der zweiten Maxillen in der Mittellinie bis auf etwa die halbe Länge hin eine schmale, ziemlich tiefe Furche, welche mit einer starken Chitinlage bedeckt ist (*fr* in Fig. 6 *b* u. *c* und 7, Taf. VII). Diese Chitinhülle weist eine Anzahl kleine Falten auf, die sich parallel der Längsachse der Maxillen erstrecken (*A* in Fig. 7, Taf. VII). Auf etwa drei Viertel ihrer Länge sind die verschmolzenen zweiten Maxillen mit der Oberlippe verwachsen und gehen wie diese ohne erkennbare Grenze in den eigentlichen Krebskörper über. Fig. 6 *a*—*d* auf Taf. VII gibt ihre Gestalt auf Querschnitten wieder.

Die ersten Maxillen ziehen sich in Gestalt zweier Längsfalten zu beiden Seiten der Basalteile der verschmolzenen zweiten Maxillen unter langsamer Verschmälerung schräg nach oben und vorn und ragen mit ihren kurzen freien Spitzen in den Grund des Vorraums hinein (Mx_1 in Fig. 5 u. 6 *b*, Taf. VII). Sie sind also fast ihrer ganzen Ausdehnung nach mit den zweiten Maxillen verwachsen.

Von den Seitenlappen der Oberlippe werden sie fast völlig bedeckt und liegen nur an ihrer Basis frei (Taf. VII, Fig. 5, 6 *b—d*). Ihre Länge beträgt 0,28 mm.

Etwa dort, wo der Vorraum in den Oesophagus übergeht, weist das zweite Maxillenpaar eine ringförmig die Maxillen umgebende Zone mit sehr dünnem Chitinbelag, ein Gelenkhäutchen, auf, so daß sich an ihm ein Basal- und ein Terminalteil unterscheiden läßt. Die Spitzen des Terminalteils sowie die Furche, welche die Verwachsungsstelle andeutet, sind von einer besonders dicken Chitinschicht bedeckt. Ein gleiches gilt für die Mittellinie des Basalteils, die als Ansatzstelle von Muskeln dient. Die Chitinbekleidung der ersten Maxillen ist nur schwach entwickelt.

Die Bewegung der Maxillen wird durch mehrere Muskeln vollzogen, deren Zahl und Verlauf auf Grund von Rekonstruktionen im wesentlichen folgender ist. Ein Paar Muskeln setzt sich gleich oberhalb der Articulationsstelle am Unterrand des Terminalteils der zweiten Maxillen an zwei nach innen vorspringenden Chitinverdickungen an, zieht sich auf beiden Seiten der Mittelfurche parallel mit dieser nach hinten und befestigt sich mit den andern Enden am unteren Rande des Basalteils, etwa in gleicher Höhe mit dem Ende der Mittelfurche. Ein zweites Muskelpaar setzt sich nahe dem ersten an den erwähnten Chitinverdickungen an, verläuft aber mehr dem rechten und linken Seitenrande parallel und endet in gleicher Höhe wie das erste an den unteren Seitenrändern des Basalteils. Außerdem findet sich in der Mittellinie der zweiten Maxillen noch ein Muskel, welcher sich dicht neben dem der andern Körperseite am oberen Chitinrande des Terminalteils am Grunde des Vorraums befestigt, nach unten und hinten zieht und sich nahe dem Ende des oben genannten verdickten Chitinbelags auf der Mittellinie der Unterseite des Basalteils ansetzt. Diese Muskeln dienen anscheinend dazu, den Terminalteil der zweiten Maxillen in dem Gelenke aufwärts zu biegen, während die beiden ersten Muskelpaare wohl den entgegengesetzten Zweck verfolgen und den Teil nach abwärts biegen. Eine Bewegung der zweiten Maxillen nach den Seiten findet demnach nicht statt und ist auch bereits aus dem Grunde unmöglich, weil sie auf den Seiten fest von dem röhrenförmigen Teile der Oberlippe eingeschlossen werden, wogegen sie nach oben im Vorraum Spielraum zur Bewegung finden. Auch eine gegeneinander gerichtete Tätigkeit der beiden zweiten Maxillen ist ausgeschlossen, da sie auf den größten Teil ihrer Länge hin fest verwachsen sind. Die freigebliebenen Kiefer-

spitzen scheinen ebenfalls nicht frei beweglich, denn sie entbehren sowohl der Muskulatur als auch einer Articulation.

Quer durch das zweite Maxillenpaar verläuft ein Muskel, der in die ersten Maxillen Fortsätze entsendet, welche weiterhin nicht mit Sicherheit in den Maxillen zu verfolgen waren.

Außer den genannten Muskeln setzt sich noch jederseits an der Basis der ersten Maxille ein Muskel an, der sich nach hinten in den Körper erstreckt und in der Nähe des Ausführungsganges der Excretionsorgane hinzieht.

Alle Maxillenmuskeln weisen deutliche Querstreifung auf. Ihre Kerne gleichen denen der Antennenmuskulatur.

Die Zwischenräume zwischen den Muskeln sind von Bindegewebe erfüllt, dessen Bau mit demjenigen des übrigen Körpers übereinstimmt. Über den auf Querschnitten sternartigen Chitinfalten, welche vom Grunde der Verwachsungsfurche sich in die zweiten Maxillen hineinziehen, zeigt das Bindegewebe mehr faserigen Bau (Taf. VII, Fig. 7 *bf*).

D. Oesophagus.

Wie aus Fig. 5 Taf. VII ersichtlich, erstreckt sich der Oesophagus von dem Vorraum an parallel der oberen äußeren Mantelwand bis etwa in die Gegend der Enden der Chitinröhren, biegt sich dann nahezu rechtwinklig aufwärts und mündet an der Spitze eines Zapfens in den Magen. Im ersten Abschnitt ist der Oesophagus dorsoventral zusammengedrückt und hat von oben betrachtet eine spindelförmige Gestalt, indem er sich in der Mitte stark erweitert (Taf. VII, Fig. 8, 9). Der zweite von dem Zapfen umschlossene Teil weist auf dem Querschnitt ein dreispaltiges Lumen auf (Taf. VII, Fig. 10), das nahe vor der Einmündung in den Magen in eine enge Längsspalte übergeht.

Im Inneren ist der Oesophagus von einer dünnen Chitinschicht überzogen, welche von nahezu kubischen, undeutlich gegeneinander abgegrenzten Epithelzellen mit rundlichen, 0,0054—0,0072 mm großen Kernen abgesondert worden ist (Taf. VII, Fig. 8, 9). An der Übergangsstelle der Speiseröhre in den Zapfen nehmen die Epithelzellen an Höhe zu und ihre länglichen Kerne messen etwa 0,009 mm (Taf. VII, Fig. 10). Im Endabschnitte stellen sie schmale, hohe Cylinderzellen vor, deren langovale Kerne bis 0,014 mm lang sind.

Im Anschlusse hieran sei gleich bemerkt, daß der übrige Teil des Zapfens fast nur noch aus Epithelzellen besteht, welche durchaus mit den zuletzt beschriebenen Cylinderzellen übereinstimmen und

senkrecht auf der den Zapfen bekleidenden dünnen Chitinschicht stehen. Allem Anscheine nach stellt der Zapfen eine Ausstülpung des Oesophagus in den Magen vor.

Den ersten Abschnitt des Oesophagus umgeben zwei verschiedenartige Gruppen von deutlich quergestreiften Muskeln. Unmittelbar um das Epithel legt sich eine starke Schicht von Ringmuskulatur, die den sich an den Vorraum anschließenden Teil der Speiseröhre ausschließlich begleitet (Taf. VII, Fig. 8). Im weiteren Verlauf tritt hierzu eine Anzahl ungleichmäßig entwickelter Muskeln, die von dem Chitingerüst des Körpers und Mundkegels ausgehen, radiär nach dem Oesophagus hin ziehen, sich häufig teilen, dann die Ringmuskelschicht durchbrechen und sich mit ihren aufgefaserten Enden an die das Lumen der Speiseröhre begrenzende Chitinlage befestigen (Taf. VII, Fig. 9). Besonders kräftig ausgebildete Muskelbündel inserieren sich an die beiden Chitinröhren.

Wie bei *D. astericola* so fehlt auch hier eine Längsmuskulatur. Nach dem Endabschnitte des Oesophagus zu verschwinden die Radiärmuskeln wieder und die Ringmuskeln nehmen an Stärke ab. Am Grunde des Zapfens hören auch sie auf, so daß dieser gänzlich der Muskulatur entbehrt (Taf. VII, Fig. 10).

E. Magen.

Der Magen gliedert sich in einen Hauptmagen und zwei jederseits von diesem abzweigende Nebenäste oder Hepatopancreasanhänge, welche Bezeichnung von Grobben (Claus-Grobben, 1905) auch bei den Ascothoraciden in Anwendung gebracht worden ist (Taf. VII, Fig. 3). Der Hauptmagen beginnt an der Mündung des Oesophagus, verläuft in sich durchweg gleichbleibender Höhe parallel der Körperoberfläche des eigentlichen Krebses, biegt sich mit dem Tierkörper nach unten und zieht sich, nach und nach niedriger werdend, in dem nach vorn umgeschlagenen Abdomen bis nahe zu dessen Ende, wo er blind aufhört. Ein After fehlt also wie bei *D. astericola* und *Petrarca bathyactidis* (Fowler, 1890). Die Höhe des Magens übertrifft seine Breite um wenigstens das Doppelte, im vorderen Teile streckenweise gar um das Sechsfache. Während somit der Hauptmagen auf den größten Teil seiner Ausdehnung hin stark seitlich komprimiert erscheint, ist er in seinem letzten Abschnitte dorsoventral zusammengedrückt und seine Höhe beträgt hier etwa die Hälfte seiner Breite.

Die Nebenäste zweigen sich rechts und links vom Hauptmagen

kurz vor der Stelle ab, an welcher sich dieser nach unten biegt, und treten sehr bald aus dem eigentlichen Tierkörper in die Mantelwände des Mittelstücks über. Ihr erstes Drittel zieht sich in den Seitenwänden des Mittelstücks ein wenig oberhalb der Mitte hin (Taf. VIII, Fig. 21 *Ma*), während sie in ihrem übrigen Teile etwa in der Mitte lagern (Taf. VIII, Fig. 22 *Ma*). Aus den Seitenwänden des Mittelstücks gehen sie in die oberen Mantelwände der Hauptarme über und verbleiben in diesen oberen Wänden auch in ihrem ferneren Verlauf. In der Regel kommt jedem Arm und jeder Nebenverästelung des Parasiten nur ein Magenast zu, so daß der Bau und die Verzweigungen der Manteläste genau den Magenauswüchsen entsprechen.

Allem Anscheine nach hat sich das Wachstum der Mantelwände nach demjenigen der Magenäste gerichtet und auf diese Weise ist die Eigentümlichkeit zustande gekommen, daß die äußere Gestalt des Parasiten bereits ein getreues Bild vom Verlaufe der Auswüchse seines Magens darbietet. Bei *D. astericola* ist das Wachstum des Mantels nichts so genau demjenigen der Magenverzweigungen gefolgt und die infolgedessen wenig gegliederten größeren Mantellappen weisen demnach auch auf senkrecht zu ihrer Längsachse geführten Schnitten eine größere Anzahl von Magenquerschnitten auf (Knipowitsch, 1892, Taf. I, Fig. 19 *V*). Knipowitsch hat für *D. astericola* ferner nachgewiesen, daß die Magenäste aus der oberen Mantelwand auch in die untere herabsteigen und sich hierin weiter erstrecken (Knipowitsch, 1892, Taf. I, Fig. 19, 21 *V*). Bei *D. arborescens* ist dies nicht der Fall.

Auf Querschnitten durch die Äste der mir vorliegenden Art findet man das Lumen der Magenverzweigungen sehr verschieden gestaltet, meist aber dorsoventral abgeplattet.

Der Hauptmagen wird von einer Zellschicht ausgekleidet, die aus sehr verschieden geformten Zellen besteht (Taf. VII, Fig. 11). Viele derselben sind niedrig und lang gestreckt, während andre schmal sind und unregelmäßig in das Lumen des Magens hineinragen. Ihre Kerne besitzen meist eine rundliche Gestalt und messen 0,0056 mm. Das Epithel der Magenverzweigungen stimmt durchaus mit demjenigen des Hauptmagens überein und berechtigt nicht dazu, die Auswüchse als Darm zu bezeichnen.

Im Magen und seinen Ausläufern befinden sich an vielen Stellen strukturlose, unregelmäßig zusammengeballte Massen sowie Ansammlungen von kleinen, durch Hämatoxylin stark gefärbten, lichtbrechenden runden Körnchen, deren Durchmesser etwa 0,0018 mm beträgt.

Diese Gebilde sind auch in zahlreichen Zellen des Magenepithels wahrzunehmen (Taf. VII, Fig. 11 *b*).

F. Excretionsorgane.

Im eigentlichen Tierkörper sowie in den angrenzenden Teilen der Seitenwände des Mittelstücks befinden sich rechts und links eine Anzahl drüsiger Zellen. Soweit sich aus den Schnitten entnehmen ließ, stehen dieselben jederseits untereinander in Zusammenhang und bilden ein paariges Organ, das im wesentlichen etwa in halber Höhe des Tierkörpers gelegen ist. An der Stelle, wo der eigentliche Krebs in die Mantelwände übergeht, treten die drüsigen Zellgruppen in die letzteren ein und erstrecken sich darin bis zum Beginn der Ovarien. Nach dem Mundkegel zu zieht sich beiderseits ein enger Kanal (*ex* in Fig. 7, Taf. VII), der an der Basis der verwachsenen zweiten Maxillen in die auf Seite 11 beschriebene Furche der Ventralseite und zwar die am Grunde derselben befindlichen, mit Chitin ausgekleideten Falten einmündet. Dieser kurze Kanal, der offenbar einen Ausführungsgang vorstellt, läßt sich streckenweise nur undeutlich verfolgen und wird von einem niederen Epithel umgeben, das nach dem Lumen hin einen dünnen Chitinüberzug aufweist. Den größten Teil des Organs macht eine anscheinend nur einen einzigen Strang bildende Zellmasse aus, die vielfach hin und her gewunden ist und in welche zahlreiche Drüsen von allen Seiten einmünden. Auf Querschnitten sieht man in der Regel fünf und mehr Schnitte durch den Zellstrang, dessen histologischer Bau nicht deutlich zu erkennen war. Man bemerkt rundliche Gebilde von etwa 0,07 mm Durchmesser mit radiär vom Mittelpunkte ausstrahlenden Streifen. Die von den Streifen begrenzten unklar sichtbaren Abschnitte stellen jedoch nicht etwa Zellen vor, denn die eingelagerten Kerne liegen quer zur Richtung dieser Streifen und gehen durch mehrere der Abteilungen hindurch. Ein Lumen im Centrum der Stränge suchte ich vergeblich. Besonders trug der Umstand dazu bei, das Bild unklar zu gestalten, daß allenthalben in dem Organ eine feinkörnige Masse, wohl ein Secret, angesammelt lag. Die einmündenden Drüsen traten zahlreicher nach dem Ende der Zellstränge auf.

Aus der Lage der Ausführungsöffnungen an der Basis der zweiten Maxillen ließe sich mit einiger Berechtigung die Deutung der Organe als Excretionsapparate ableiten, da diese bei den meisten Cirripedien an der gleichen Stelle ausmünden, auch bei *Laura gerardiae* de Lacaze-Duthiers. Dieselben besitzen jedoch einen abweichenden Bau. Knipo-

WITSCH (1892) erwähnt von *D. astericola* mit einigen Worten zwei im vorderen Teile des Krebskörpers gelegene, nur streckenweise sichtbare Kanäle und Gruppen von körnigen Zellen, die möglicherweise den Ausführungsgängen und drüsigen Teilen der eben besprochenen Organe von *D. arborescens* entsprechen. KNIPOWITSCH konnte über ihre Bedeutung zu keinem Urteile gelangen und sah auch nicht die Mündungsstellen und deren Lage.

Der Erhaltungszustand meines einzigen Exemplars von *D. arborescens* gewährte nicht die Möglichkeit, Bau und Verlauf der Organe und ihre Funktion genauer zu ermitteln. Es wird hierzu reichlicheres Material erforderlich sein.

G. Nervensystem.

Das Centralnervensystem befindet sich etwa an der Übergangsstelle des Kopfteils in den Thorax und besteht aus einem Paar Oberschlundganglien, einem durch zwei Commissuren hiermit in Verbindung stehenden unpaaren Unterschlundganglion, sowie einer sich unmittelbar an dieses anschließenden Bauchkette (Taf. VII, Fig. 5 *N*).

Die beiden großen Supraoesophagealganglien sind von länglicheiförmiger Gestalt, stehen mit ihrer Längsachse ein wenig schräg zur Richtung der größten Breite des Oesophagus und neigen sich mit ihren oberen Enden gegeneinander, ohne sich aber zu berühren. Sie nehmen fast die ganze Höhe des über der Speiseröhre gelegenen Kopfteils ein. Diese zwei Ganglien sind durch schmale nach dem Oesophagus zu konvex gebogene Commissuren mit dem Suboesophagealganglion verbunden, das auf dem Querschnitt von annähernd runder Gestalt ist. Bei *D. astericola* wird dasselbe nach KNIPOWITSCH (1892) von dem Bauchmark durch eine Aushöhlung getrennt, in der der mittlere Teil des Musculus adductor scutorum gelegen ist. Zugleich mit diesem Mittelteil des Schalenmuskels fehlt bei *D. arborescens* auch die Furche, und das Unterschlundganglion geht ohne bemerkbare Grenze in die Bauchkette über, die sich nach hinten leicht nach abwärts in den Körper hineinzieht. Sie stellt einen anfänglich runden Strang vor (Taf. VIII, Fig. 12), welcher weiterhin dorsoventral zusammengedrückt wird und an seinem Ende von einer Breite ist, die um das Doppelte die Höhe übertrifft, da hier zwei starke Nerven nach beiden Seiten austreten. Der Erhaltungsgrad des Tieres ließ es nicht zu, festzustellen, durch Verschmelzung wievieler Ganglien die Bauchkette entstanden ist, und gewährte auch nicht die Möglichkeit einer Untersuchung der vom Centralnervensystem abtretenden Nerven. Dagegen

gestattete er wenigstens die allgemeinen Züge des histologischen Baues der Nervencentren zu erkennen.

Die bei einem Teile der Cirripedien nachgewiesenen vier histologisch verschiedenen Elemente finden sich auch bei *D. arborescens* vor, nämlich Ganglienzellen, Primitivtuben, Punktsubstanz und die vielfach als Neuroglia bezeichnete Hülle der Nervencentren. Letztere überzieht als eine verschieden dicke faserige Schicht mit vereinzelten langgestreckten Kernen das gesamte Nervensystem. Die stärkste Entwicklung zeigt es auf dem Suboesophagealganglion und der Bauchkette (Taf. VIII, Fig. 12 *ng*).

Unter den Ganglienzellen lassen sich zwei verschiedene Arten erkennen. Der weitaus größere Teil ist klein und enthält 0,0056 bis 0,008 mm große, dicht mit stark gefärbten Körnchen erfüllte Kerne (*g* in Fig. 12, Taf. VIII). In mäßiger Zahl finden sich bedeutend größere Zellen vor, deren Kerne verhältnismäßig sehr groß, bis 0,017 mm sind, dagegen eine viel geringere Menge von Körnchen aufweisen, welche ihrerseits auch an Größe denen der kleinen Ganglienzellkerne etwas nachstehen (*rx* in Fig. 12, Taf. VIII).

In diesen Riesenzellen ist stets deutlich ein Nucleolus sichtbar, der in den kleineren Ganglienzellkernen nicht zu bemerken ist. Gruvel (1893) wies für die Thoracica zwei verschiedene Arten von Ganglienzellen nach, deren Beschreibung mit der obigen übeinstimmt. Berndt (1903) entdeckte diese beiden Zellarten bei *Alcippe lampas* Hancock, also bei den Abdominalia.

Bei der Beschreibung des Nervensystems von *D. astericola* erwähnt Knipowitsch (1892), er habe »neben den gewöhnlichen Nervenzellen verhältnismäßig sehr große« beobachtet. Es handelt sich hier jedenfalls um die Riesenganglienzellen, die »cellules géantes« von Gruvel.

Am Schlundring zeigen die Ganglien im allgemeinen eine periphere Anordnung. In sehr geringer Zahl liegen sie an der dem Oesophagus zugewendeten Seite der Oberschlundganglien. An der Bauchkette lagern sie im Anfang peripher, durchsetzen dieselbe weiterhin auch in einer senkrechten, in der Mitte gelegenen Schicht (Taf. VIII, Fig. 12), nehmen aber dann in der Peripherie ab und verschwinden hier. Nach hinten zu findet sich wieder eine periphere Ganglienschicht, die das Bauchmark abschließt.

Die Riesenganglienzellen treten sehr vereinzelt in den Supraoesophagealganglien auf, zahlreicher im Unterschlundganglion und der Bauchkette, und zwar überwiegend ventral gelagert.

Im letzten Abschnitt des Bauchmarks zweigt beiderseits ein dicker Nerv ab, dessen weiterer Verlauf im Körper nicht zu verfolgen war.

Sinnesorgane waren bei *D. arborescens* nicht wahrzunehmen. Ich vermute mit Knipowitsch (1892), daß den Borsten und Anhängen der Terminalglieder der Antennen eine Tastfunktion zukommt.

H. Weibliche Genitalorgane.

Die Geschlechtsorgane werden von je einem Paare von Ovarien und Oviducten gebildet, welche weder untereinander noch gegenseitig in Verbindung stehen.

Die Ovarien beginnen nicht im eigentlichen Körper des Krebses, sondern nahe seinem Hinterrande dorsal und seitlich von ihm in den Falten der Mantelwände (Taf. VII, Fig. 3 *Ov*). Sie ziehen sich als Zellstränge von charakteristischem Bau zunächst in der oberen Hälfte der Seitenwände des Mantels nach hinten, steigen bald zur Mitte hinab und bleiben in dieser Lage bis zum Übergang in die Hauptarme. Hier sowie in ihrem weiteren Verlauf befinden sie sich in den oberen Mantelwänden. Auf ihre ganze Ausdehnung hin liegen sie dorsal über den Magenästen, von denen sie durch eine mehr oder minder dicke Schicht von Bindegewebe getrennt werden. Sie begleiten dieselben bis in die äußersten Verzweigungen der Arme hinein. Stellenweise umgreifen die Ovarien auch die Verästelungen des Magens von den Seiten (Taf. VIII, Fig. 22 *Ov*).

Jedes Ovarium wird anscheinend von einem einzigen Ovarialschlauch gebildet, der vielfach hin und her gewunden ist, so daß auf Querschnitten meistens eine ganze Anzahl dicht aufeinandergelegener Schlingen getroffen werden, wodurch oft ein kompliziertes Bild zustande kommt (Taf. VIII, Fig. 22 *Ov*).

Bei der Durchsicht der Schnittserien durch das Mittelstück erwies es sich, daß beiderseits das Ovar auf eine Strecke unterbrochen ist und somit aus zwei Teilen besteht. Möglicherweise ist dies nur eine individuelle Eigentümlichkeit des untersuchten Exemplars. Beide Abschnitte der Ovarien stehen in offener Kommunikation mit der Mantelhöhle. Die proximalen Teile der Eierstöcke erstrecken sich zwar nicht selbst unmittelbar bis zur Mantelhöhle, sondern es führen von dieser aus mehrere, wenigstens drei, Kanäle von gewundenem Verlauf zu ihnen. Auf beiden Seiten vermittelt je einer dieser Kanäle die Verbindung der vorderen Ovarialabschnitte mit ihren distalen Teilen. Fig. 21, Taf. VIII zeigt in *K* diese Kanäle quer

getroffen. Die hinteren, den weitaus größten Teil der Ovarien ausmachenden Abschnitte stehen durch eine Anzahl weiterer Kanäle und Falten mit der Mantelhöhle in Zusammenhang (Taf. VIII, Fig. 22 *K*). Diese Verbindungen finden sich nur im zweiten Drittel des Mittelstücks vor und werden nach der Basis desselben zu vermißt. Wohl aber ziehen sich die Fortsetzungen der Kanäle als verschiedenlumige Röhren, die mannigfach verschlungene Windungen ausführen, rechts und links in die Hauptarme hinein, gabeln sich hier entsprechend der Teilung der Hauptarme in je zwei Nebenarme und enden dort am Grunde der letzteren, wo die im Inneren durch Teilung der Organe bereits vorbereitete Gabelung der Hauptarme auch äußerlich sichtbar wird. An ihren Enden verbinden sie sich mit den Ovarien.

Bevor ich dazu übergehe, eine Deutung dieser Hohlräume zu versuchen, die von *D. astericola* nicht beschrieben sind und auch bei den übrigen Ascothoraciden keine Parallele besitzen, halte ich es für angezeigt, ihren histologischen Bau, sowie den der Ovarien zu schildern, da er geeignet ist, einige Anhaltspunkte zur Erklärung zu liefern.

Die Ovarien bestehen, wie schon erwähnt, aus Schläuchen, welche auf dem hier in Frage kommenden Teile ihres Verlaufes aus durchweg noch undifferenzierten Zellen gebildet sind, die man als Keimzellen betrachten muß (Taf. VIII, Fig. 15 *z*). Sie sind von nahezu kubischer Gestalt, weisen oft undeutliche Zellgrenzen auf und messen etwa 0,014 mm. Ihre rundlichen Kerne von 0,0056 mm Durchmesser liegen in der Mitte der Zellen, die von einer deutlich sichtbaren Basalmembran gegen das umgebende Bindegewebe abgegrenzt werden (*lr* in Fig. 15, Taf. VIII).

Die Zellen, welche die Hohlräume auskleiden, bilden ein Cylinderepithel von wechselnder Höhe. An vielen Stellen erreichen die Zellen bei geringer Breite eine beträchtliche Länge, die zwischen 0,025 und 0,12 mm wechselt, und machen durchaus den Eindruck von Drüsenzellen (Taf. VIII, Fig. 19 *px*). Ihre rundlichen, 0,008 mm großen Kerne liegen der Zellbasis sehr genähert. Auch bei diesen Zellen ist eine Basalmembran klar zu erkennen, und zwar geht dieselbe ohne sichtbare Grenze in diejenige der Ovarien über.

Diese soeben beschriebenen drüsenartigen Cylinderzellen begrenzen nicht nur die direkt zu den Ovarien führenden Teile der Hohlräume, sondern auch zahlreiche weitere Falten, welche sich von der Mantelhöhle aus in das Bindegewebe des Mantels hineinbuchten (Taf. VIII, Fig. 22 *px*). Ich vermochte festzustellen, daß dieses Epithel

auf beiden Seiten des Mittelstücks in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Wenn auch die beiderseitigen Epithelien nicht miteinander verbunden sind, so haben sie doch streckenweise eine solche Ausdehnung erreicht, daß von ihnen das chitinbekleidete, wohl unterscheidbare Epithel der Mantelhöhle (Taf. VIII, Fig. 22 ep_2) auf einen recht kleinen Teil der Innenfläche des Mantels zurückgedrängt worden ist, und zwar auf den in der Mitte der dorsalen Hälfte des Mittelstücks gelegenen Abschnitt. Auf die ventrale Hälfte, genauer noch das unterste, ventrale Drittel des Mittelstücks setzt sich das drüsige Epithel nicht fort und auch die fraglichen Kanäle finden sich demnach nicht hier vor.

Verfolgt man den Verlauf der Ovarien und der Hohlräume, so gewinnt man den Eindruck, als ob an solchen Stellen, an denen die beiden Organe einander nahe gekommen sind, ein beiderseitiges Gegeneinanderwachsen und Verschmelzen stattgefunden habe. Zu dieser Ansicht gelangt man vornehmlich bei der Verfolgung derjenigen Teile der Ovarien und Hohlräume, welche nach der Basis des Mittelstücks zu liegen und aus je einem vielfach hin- und hergewundenen Schlauch bzw. Kanal bestehen (Taf. VIII, Fig. 22 *Ov* und *K*). An einer Reihe von Stellen scheint hier eine Verschmelzung eingetreten zu sein, so daß also ein- und derselbe Ovarialschlauch zahlreiche Übergänge in ein und denselben Kanal aufweist. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die in Rede stehenden Organe dem Genitalapparat zugerechnet werden müssen, und sie dürften wohl, wie es für die Ovarien der Crustaceen nachgewiesen ist, ihren Ursprung ebenfalls aus dem Mesoderm ableiten. Es spricht hierfür der Umstand, daß die proximalen und distalen Abschnitte der Ovarien durch die Kanäle verbunden werden, sowie daß an eine Schlinge des rechts gelegenen Teils des Organs ein vom übrigen Eierstock durchaus isolierter Ovarialschlauch von geringer Größe angegliedert ist. Vorzugsweise die beiden letzten Tatsachen weisen darauf hin, daß Ovarien und Kanäle aus ursprünglich gleichartigen Zellen hervorgegangen sind. Die Annahme, die Hohlräume und mit ihnen also auch die Ovarien seien als Einfaltungen der Mantelhöhle anzusehen, ist unschwer zu widerlegen. Wie Knipowitsch (1892) nachgewiesen hat, ist der Mantel, der die Vertreter der Gattung *Dendrogaster* im erwachsenen Zustand umgibt, durch Verwachsung aus den weich gebliebenen Schalen hervorgegangen, welche den cyprisförmigen Jugendstadien eigentümlich sind. Diese Schalen, also auch der daraus hervorgegangene Mantel, stellen eine Hautduplicatur

des eigentlichen Tierkörpers vor. Demnach ist der Mantel nicht nur auf der Außenseite, sondern auch der Innenseite von einem ectodermalen Epithel überzogen. Faßt man nun die Genitalorgane als Einstülpungen des ectodermalen Mantelhöhlenepithels auf, so gelangt man zu der Notwendigkeit, auch den Geschlechtsapparat als ein Gebilde des Ectoderms ansehen zu müssen, und dem stehen die Beobachtungen entgegen, daß bei den bisher daraufhin untersuchten Crustaceen die Genitalien ausschließlich ihren Ursprung aus dem Mesoderm nehmen. Es liegt aber keine Veranlassung vor, anzunehmen, daß die Entwicklung der in dieser Hinsicht noch unerforschten Ascothoraciden sich in einer Form abspielen sollte, welche von der typischen Crustaceenentwicklung so wesentlich abweichen würde.

Wirft man die Frage nach der Funktion der fraglichen Hohlräume auf, so liegt der Gedanke nahe, daß sie dazu dienen, die befruchteten Eier, vielleicht unter Abscheidung eines Secrets, in die Mantelhöhle zu befördern. In der letzteren traf ich nämlich zahlreiche befruchtete Eier an.

Der histologische Bau der Epithelzellen der Hohlräume weist eine große Ähnlichkeit mit demjenigen des Atriums der Thoracica auf, z. B. dem durch Gruvel (1893) von *Lepas anatifera* L. beschriebenen. Dieses Atrium (Nussbaum, 1890, Gruvel, 1893) bildet aber bei den Thoracica die Verbindung der Oviducte mit der Außenwelt und liegt somit an der Basis des ersten Fußpaares, also an einer durchaus andern Stelle, wie das besprochene Organ von *D. arborescens*. Es sondert bei den erwähnten Cirripedien den Eiersack ab, in welchen die reifen Ovarialeier hineinwandern. Der Eiersack gelangt alsdann in die Mantelhöhle, in der sich die Eier, welche von durch die Hülle eingedrungenen Spermatozoen befruchtet sind, weiter entwickeln. Daß dem Organ bei *D. arborescens* eine ähnliche Tätigkeit, d. h. die Ausscheidung eines Eiersacks zukommt, scheint nicht der Fall zu sein, da die befruchteten, sich entwickelnden Eier bei dieser Art ohne gemeinsame oder Einzelhülle in der Mantelhöhle zerstreut liegen. Es würde dies Verhalten unter den Cirripedien vereinzelt dastehen, da die Entwicklung der Eier aller in dieser Hinsicht untersuchten Arten in schützenden Eiersäcken vor sich geht.

Die Befruchtung der reifen Ovarialeier vollzieht sich bei den Thoracica gleichfalls in den Eiersäcken. Bei *D. arborescens* spielt sich dieser Vorgang anscheinend bereits in den Ovarien selbst ab, da ich in denselben allenthalben, bis in die proximalsten und distal-

sten Teile hinein Spermatozoen in mehr oder minder großer Menge antraf (Taf. VIII, Fig. 15 *sn*). Das Sperma ist offenbar von dem später erwähnten Männchen ausgestoßen worden, das ich an der Basis des Mittelstücks in der Mantelhöhle des Weibchens entdeckte, und aus der Mantelhöhle durch die drüsigen Kanäle in die Ovarien gelangt. Auch die Kanäle bargen stellenweise eine bedeutende Anzahl Samenkörper.

Da mir noch einige weitere unbeschriebene Arten aus der Gruppe der *Ascothoracida* aus Echinodermen von der amerikanischen »Albatroß«-Expedition vorliegen, hoffe ich bei der Untersuchung dieser Formen weitere Aufschlüsse über die fraglichen Hohlräume zu erhalten. Knipowitsch (1892) schildert die Ovarien von *D. astericola* ebenfalls als Zellstränge, tut jedoch eines Organs, das den »Hohlräumen« des *D. arborescens* entspräche, keine Erwähnung.

Im Anschluß an die vorstehend beschriebenen Genitalien gehe ich nun zur Besprechung eines Paares von Organen über, welche nach der Lage ihrer Ausführungsöffnungen nahe der Basis des Kopfkegels als Oviducte bezeichnet werden können. Beide stimmen durchaus überein, liegen auf beiden Seiten des Mittelstücks und stehen nicht untereinander in Verbindung. Jedes weist zwei deutlich unterscheidbare Abschnitte auf, einen engen kurzen Ausführungsgang (Taf. VII, Fig. 3 Od_1) und einen weit größeren sackförmigen Teil (Taf. VII, Fig. 3 Od_2). Letzterer liegt in den Seitenwänden des Mittelstücks ein wenig unterhalb der Mitte, und erstreckt sich parallel der Ventralseite des Mittelstücks nach vorn bis etwa an die Stelle, wo der eigentliche Krebskörper in den Mantel übergeht. Hier verengt er sich in den Ausführungsgang, der sich im Krebskörper selbst bis an die Basis des Kopfteiles zieht und nach außen mündet. Die Breite des sackförmigen Abschnittes bleibt auf seine ganze Ausdehnung hin nahezu die gleiche, während seine Höhe am beträchtlichsten in der Mitte der Länge ist und nach vorn und hinten gleichmäßig abnimmt. Auf Querschnitten zeigt sich die Gestalt seines Lumens recht wechselnd. Meist ist es länglichoval oder hat die Form eines Dreiecks, dessen eine Ecke stark nach unten ausgezogen ist. Das Lumen des Ausführungsganges ist stark dorsoventral zusammengedrückt und erscheint queroval (Taf. VIII, Fig. 13).

Das Epithel beider Teile ist sehr verschiedenartig gebaut. In dem sackförmigen Abschnitte besteht es aus hohen, drüsenähnlichen Cylinderzellen, deren freies Ende, dem meistens der einen sichtbaren Nucleolus enthaltende längliche Kern genähert liegt, unregelmäßig in

das Lumen der Oviducte hineinragt (Taf. VIII, Fig. 14). Die Höhe der Zellen nimmt in dem am weitesten in das Mittelstück hinein gelegenen Teile ab. Vielfach sieht man Gruppen von benachbarten Epithelzellen zottenartig angeordnet. Durchaus abweichend ist das Epithel des Ausführungsganges gestaltet. Hier finden sich kubische Zellen mit verhältnismäßig großen, rundlichen Kernen und recht deutlich erkennbarem Nucleolus (Taf. VIII, Fig. 13) vor. Sie sind von einer dünnen Basalmembran umgeben, der bei jedem der beiden Organe ein Längsmuskel angelagert ist (*m* in Fig. 13, Taf. VIII). Die sackförmige Abteilung weist eine Ringmuskelschicht auf, die stellenweise unterbrochen ist (Taf. VIII, Fig. 14 *m*). Hier und da strahlen peripher einige stärkere und schwächere Muskeln von ihr aus und verlieren sich im Bindegewebe. Einzelne ziehen auch zur Muscularis des Mantels. Kurz vor der Stelle, an welcher sich der Hauptmagen umbiegt, verbindet die beiderseitigen Muskelschichten ein breites, kräftiges Muskelbündel mit sehr deutlicher Querstreifung. Weiter nach vorn, nahe vor ihrem Ende, stehen sie wieder durch zahlreiche, quer durch den eigentlichen Tierkörper verlaufende schwächere Muskelbündel in Zusammenhang.

Im Inneren der sackförmigen Teile befinden sich stellenweise kugelig geballte strukturlose Massen, welche nach dem Beginn der Abschnitte zu den ganzen Hohlraum anfüllen.

Wie deutlich wahrzunehmen ist, schließen die Oviducte an ihrem Anfange in den Mantelwänden blind ab. Der am weitesten nach dem Krebskörper hin vorgeschobene Teil der Ovarien liegt beträchtlich mehr der Dorsalseite des Mittelstücks genähert, wie die blinden Anfangsteile der Oviducte, und zwischen diesen und den Ovarien befinden sich die Magenäste und dicke Schichten Bindegewebe (Taf. VII, Fig. 3). Ein Zusammenhang zwischen Eierstock und Eileiter war durchaus nicht nachzuweisen. Auch Knipowitsch (1892) gelang es nicht, bei *D. astericola*, welche Form ähnlich gebaute und gelagerte Organe besitzt, mit Gewißheit eine Verbindung zwischen Ovarien und Oviducten zu erkennen. Er bemerkte nur, daß erstere den letzteren unmittelbar auflagen.

Bei den eigentlichen Cirripedien münden die Oviducte an der Basis des ersten Fußpaares oder an der entsprechenden Stelle. Die Lage der Ausführungsöffnungen der beschriebenen Organe von *Dendrogaster* befindet sich, wie oben erwähnt, am gleichen Orte, so daß die von Knipowitsch vorgenommene Deutung derselben als Oviducte gerechtfertigt erscheint.

Um den auffallenden Befund zu erklären, daß Ovarien und Oviducte nicht in Zusammenhang stehen, ließe sich die Vermutung äußern, daß die Ovarien ihr Wachstum nach vorn und unten noch auszudehnen imstande seien, und daß auf diese Weise eine Verbindung hergestellt würde. Dem widerspricht jedoch einerseits die Tatsache, daß die blind geschlossenen Oviducte von einer starken Muskulatur umgrenzt werden, anderseits die Erwägung, daß die Oviducte zur Ausfuhr der reifen Ovarialeier aus dem Grunde gar nicht erforderlich sind, weil die Ovarien bereits durch die »Hohlräume« mit der Mantelhöhle kommunizieren und durch diese ein Austritt der reifen Eier stattfinden kann. Man könnte annehmen, daß eben infolge des Bestehens einer anderweitigen, kürzeren Verbindung zwischen Ovar und Mantelhöhle die Oviducte außer Tätigkeit getreten und im Begriffe seien, rudimentär zu werden. Gegen diese Auffassung spricht aber die starke Ausbildung der in Rede stehenden Organe. Erst die Untersuchung weiteren Materials kann über diese Fragen Aufschluß gewähren.

I. Eier.

Die Entwicklung der Eier vollzieht sich periodisch, was aus dem Umstand hervorgeht, daß die sich vorfindenden verschiedenen Entwicklungsstadien ungefähr auf demselben Punkte angelangt sind. Bestimmte Entwicklungszonen sind im Ovar nicht zur Ausbildung gelangt, sondern die Eier entwickeln sich regellos an beliebigen Stellen der Eiröhren, wenn auch vorzugsweise in den distalsten Teilen, in den Armverästelungen, und zwar unter Entstehung eines Follikels.

Bereits bei den Ovarien wurde der Bau der undifferenzierten Zellen beschrieben, welche die Hauptmasse der im Eierstock befindlichen Zellen ausmachen und in denen man die Keimzellen zu erblicken hat (Taf. VIII, Fig. 15 *x*). Teilungsstadien vermochte ich nicht festzustellen. Zwischen diesen Zellen zeigen sich hier und da solche, die sich bereits durch ihre Größe — etwa 0,034 mm — vor den noch nicht in das Wachstumsstadium eingetretenen benachbarten Zellen, den Oogonien, auszeichnen (Taf. VIII, Fig. 16). Ihr rundlicher Kern, d. h. ihr Keimbläschen, mißt 0,02 mm und enthält einen deutlichen 0,005 mm großen Keimfleck, der durchweg nicht genau in der Mitte des Keimbläschens liegt, sondern an die Seite verlagert ist (Taf. VIII, Fig. 16 *kf*). An der Peripherie des Keimbläschens befindet sich eine Schicht von intensiv gefärbten Körnchen, die wohl aus Chromatin bestehen. Das Plasma der Zellen weist schon mit-

unter eine Anzahl kleiner Dotterkügelchen auf. Diese Oocyten rücken aus der Reihe der Keimzellen heraus in das Innere der Ovarien und erhalten hier ihre Follikel, indem sie von den Nachbarzellen umgeben werden, wie aus Fig. 16, Taf. VIII zu ersehen ist. Daß es in der Tat die Oogonien sind, durch deren Zusammentreten die Follikel geliefert werden, wird durch folgende Tatsache bewiesen. Nicht selten trifft man unter den Zellen des Follikelepithels solche an, die ihrem histologischen Bau nach vollständig mit den oben geschilderten ersten Wachstumsstadien der Oocyten übereinstimmen (Taf. VIII, Fig. 17 *d*). Derartige Zellen werden im weiteren Verlauf wieder rückgebildet und zur Ernährung der eigentlichen Oocyte verbraucht. Von diesen jüngsten Wachstumsstadien finden sich alle Übergänge zu den am weitesten vorgeschrittenen Ovarialeiern, welche gleichfalls noch dem Stadium des Wachstums zugezählt werden müssen. Das central gelegene Keimbläschen dieser ovalen oder rundlichen, bis 0,27 mm großen Oocyten mißt 0,028 mm, der Keimfleck 0,0063 mm. Die Anzahl und Größe der peripher gelegenen Chromatinkörnchen hat sich beträchtlich vermindert (Taf. VIII, Fig. 17) und zuweilen fehlen sie gänzlich. Die Größe der Dotterkugeln beträgt etwa 0,0014 mm. Das Deutoplasma füllt den größten Teil der Eier aus. Zwischen ihm sieht man nicht selten rundliche Hohlräume, die wohl ursprünglich von Fettropfen erfüllt waren, welche durch den zur Konservierung benutzten Alkohol in Lösung gebracht worden sind. Bei einigen Eiern liegt radiär um das großschollige Deutoplasma eine verschieden breite Schicht von feinkörnigem Plasma. Zuweilen umgibt ein Follikel zwei Oocyten, die teilweise auf dem gleichen Wachstumsstadium stehen, teils recht verschiedene Größe besitzen. Um Nährzellen, wie sie bei andern Crustaceen vorkommen, handelt es sich hier nicht, da in diesem Falle jede Oocyte von einer solchen Nährzelle begleitet sein müßte. Außerdem spricht gegen diese Annahme, daß in manchen Fällen beide gleichentwickelten von einem Follikel eingeschlossenen Zellen die Größe der am weitesten im Wachstum vorgeschrittenen Oocyten erreicht haben.

In den proximalen Teilen der Ovarien fanden sich nur wenige der jüngsten Oocyten vor. Die distalen Teile wiesen derartige Eier erst von der Basis des Mittelstücks an auf. Fortgeschrittenere Wachstumsstadien begannen sich an der Gabelung der Hauptarme zu zeigen und erreichten die größte Menge in den Seitenverästelungen der Nebenarme.

Eireifungsstadien waren unter der sich auf mehrere hundert belaufenden Zahl der Eier nicht anzutreffen, so daß ich über diese

Vorgänge keine Angaben zu liefern vermag. Auch über die Befruchtung gaben die vorhandenen Eier keinen Aufschluß.

Sehr zahlreich waren wieder befruchtete Eier vorhanden, die sämtlich den gleichen Grad der Entwicklung erreicht hatten. Die Größe dieser Eier beträgt bis 0,65 mm, übertrifft also diejenige der größten Ovarialeier. Alle sind mit einer einzelligen Blastodermschicht versehen, welche etwa die eine Hälfte der Eier bedeckt (Taf. VIII, Fig. 18). Im Eiinnern sind keinerlei Zellelemente zu bemerken. Es ist demnach anzunehmen, daß sich hier eine discoidale Furchung vollzieht und keine superficielle, wie bei der überwiegenden Mehrzahl der andern Crustaceen und Arthropoden überhaupt. Im letzteren Falle müßten sich im Dotter des Eies noch Blastomeren vorfinden, da die Anlage des Blastoderms durch das Hinaufrücken von Zellelementen aus dem Inneren des Eies an die Oberfläche erfolgt. Dies trifft bei den Eiern von *D. arborescens* nicht zu. Bei der discoidalen Furchung löst sich bereits der erste Furchungskern vom Deutoplasma, tritt an die Oberfläche und liefert durch fortgesetzte Teilung das Blastoderm. Die einzige Form der bisher beschriebenen Ascothoraciden, über deren Eifurchung Angaben vorliegen, ist *Laura gerardiae* de Lacaze-Duthiers. Bei dieser Art findet nach Knipowitsch (1892) eine superficielle Furchung statt, welche seiner Beschreibung und seinen Abbildungen zufolge mit dem Typus IIIb von Korschelt und Heider (1890—1893) übereinstimmt, bei dem eine vorzeitige Bildung des Blastoderms an der Ventralseite auftritt.

Die Entwicklung der befruchteten Eier von *D. arborescens* findet in der Mantelhöhle der Nebenarme, vornehmlich der Seitenverzweigungen statt. Nur ganz vereinzelte Exemplare lagen in der Mantelhöhle am Grunde des Mittelstücks.

K. Der übrige Teil des eigentlichen Krebses.

Es ist schließlich noch die Beschreibung des Tierkörpers im engeren Sinne zu ergänzen, so weit sie bisher noch nicht erfolgt ist.

Den Krebskörper überzieht eine dünne Chitinschicht, deren Matrix aus nahezu kubischen Zellen mit undeutlichen Zellgrenzen besteht und keine Basalmembran besitzt. Das Bindegewebe, in welches die Organe des Tieres eingebettet sind, ist im allgemeinen ein unregelmäßiges Maschenwerk von Zellen, deren Grenzen sehr undeutlich erscheinen. Die zugehörenden Zellkerne finden sich ziemlich spärlich verteilt und weisen größere und kleinere Kerne von meist rundlicher Gestalt auf (Taf. VII, Fig. 11, vgl. auch Taf. VIII, Fig. 20 *bg*).

Stellenweise, so dort, wo der Körper in den Mantel übergeht, nimmt es eine mehr faserige Beschaffenheit an und die Kerne sind gestreckter (vgl. Taf. VIII, Fig. 15 *bg*). Für *D. astericola* hebt KNIPOWITSCH (1892) ausdrücklich das Kompakte des Bindegewebes im Gegensatze zu demjenigen von *Laura gerardiae* hervor. Bei *D. arborescens* besitzt es ähnlichen Bau. Recht zahlreiche größere und kleinere Lacunen im vorderen Köperteile sind wohl vorzugsweise auf die Konservierungsweise zurückzuführen und durch Schrumpfungen der Gewebe entstanden. Hier und da befinden sich in den Lacunen Gebilde, die das Aussehen von Blutkörperchen haben, doch könnten sie auch bindegewebiger Natur sein. Die Beobachtungen KNIPOWITSCH' bezüglich des Fehlens eines Blutgefäßsystems bei *D. astericola* vermag ich auch für *D. arborescens* zu bestätigen.

Durch den Körper ziehen sich eine Anzahl von Muskeln, deren Verlauf im einzelnen nicht festzustellen war. Den von KNIPOWITSCH (1892) für den erwachsenen *D. astericola* nachgewiesenen Musculus adductor scutorum, der die Schalenklappen der cyprisförmigen Larven verbindet und bei dem Übergang in das definitive Stadium erhalten bleibt, fand ich auch bei *D. arborescens*. Bei *D. astericola* erstreckt sich der mittlere Teil dieses Muskels ventral unter dem Magen her und liegt in einer Furche zwischen dem Unterschlundganglion und dem Bauchmark. Von ihm aus gehen eine Anzahl Fasern nach beiden Seiten und befestigen sich an dem Mantel, also an einer Stelle, welche bei der Bewegung keine bedeutende Rolle spielen kann, wie KNIPOWITSCH mit Recht bemerkt. *D. arborescens* besitzt bereits keinen Mittelteil des Schalenmuskels mehr, der bei den erwachsenen Tieren anscheinend funktionslos ist und atrophisch wird. Man bemerkt nur noch vier Bündel von ziemlich starken quergestreiften Muskelfasern, welche von den Ventral- und Dorsalseiten der Mantel- und Körperwände her schräg gegen die Chitinröhren an der Basis der Oberlippe verlaufen, hier in rechtem Winkel zusammentreffen und um die Außenseite der Röhren herum in Verbindung stehen. Die beiderseitigen Muskeln stehen also nicht untereinander in Zusammenhang und es liegt hier im Gegensatze zu den Verhältnissen bei *D. astericola* eine Rückbildung des Musculus adductor scutorum vor.

L. Mantel und Mantelhöhle.

Der Mantel ist, wie schon erwähnt, durch Verwachsung der weichgebliebenen Schalen des Cyprisstadiums entstanden und stellt somit eine Duplicatur der Körperwand vor.

Sein äußeres Epithel besteht aus einer Schicht von ziemlich hohen Cylinderzellen mit undeutlichen Zellgrenzen, die keine Basalmembran besitzen und ohne sichtbare Grenzen in das untergelegene Bindegewebe übergehen (Taf. VIII, Fig. 20 *ep*). Die zugehörenden Kerne haben zum Teil eine länglichovale Gestalt und messen bis 0,0013 mm. Vorzugsweise an der Peripherie liegen vielfach kleinere dunklere Kerne von rundlicher Form und 0,0005 mm Durchmesser. Die Epithelzellen werden von einer dünnen, weichen Chitinschicht überzogen, welcher kleine, rundliche, mattgefärbte körnige Gebilde in größerer Zahl aufgelagert sind (Taf. VIII, Fig. 20 *kz*), ähnlich wie es Knipowitsch (1892) auch für *D. astericola* angibt.

In kurzem Abstand vom Epithel zieht sich eine vornehmlich im Mittelstück sehr stark zur Entwicklung gelangte quergestreifte Muskulatur hin, die aus einer äußeren Ringmuskelschicht und einer inneren Längsmuskelschicht besteht (Taf. VIII, Fig. 20, 21, 22 *rm* u. *em*). Die zugehörenden Kerne sind langgestreckt und messen 0,018 mm. Wie Knipowitsch (1892) beobachtet hat, vermögen die lebenden Tiere von *Dendrogaster* mit Hilfe dieser kräftigen Muskulatur lebhafte Bewegungen und Formveränderungen auszuführen. Jedenfalls spielt die Kontraktion der Muskulatur auch eine große Rolle bei der Ausstoßung der cyprisförmigen Larven aus der Mantelhöhle. Im Bindegewebe zerstreut liegen noch eine Anzahl feiner Muskelfasern (Taf. VIII, Fig. 21, 22 *m*), die zuweilen eine Querstreifung erkennen lassen.

Den größten Teil des Mantels macht das Bindegewebe aus, welches zum Teil den unregelmäßig netzartigen Bau wie dasjenige des eigentlichen Krebskörpers aufweist (Taf. VIII, Fig. 20 *bg*). Das für diesen gleichfalls erwähnte Bindegewebe von faseriger Struktur mit langgestreckten Kernen überwiegt jedoch bei weitem im Mantel. Nach der Mantelhöhle zu wird es von einer nicht abgesonderten Schicht von niederen Epithelzellen mit rundlichen 0,009 mm großen Kernen und undeutlichen Zellgrenzen abgeschlossen, die von einer schwachen Chitinlage abgegrenzt ist. Dieses innere Mantelepithel stimmt mit dem Epithel des eigentlichen Krebskörpers überein (Taf. VIII, Fig. 20, 22 ep_2). Außerdem befinden sich in der Mantelwand die bereits beschriebenen Verzweigungen des Magens, die sackförmigen Teile der Oviducte, die Endabschnitte der vermutlichen Excretionsorgane sowie die ganzen Ovarien. Hohlräume, die ich nicht selten bemerkte, dürften ihre Entstehung auf Schrumpfungen der Gewebe durch die Konservierung zurückführen.

Von der rechten und linken inneren Mantelwand springen zahlreiche Falten in die Mantelhöhle vor, welche jedoch in der Regel nicht die Mittellinie erreichen. Nur unmittelbar hinter dem eigentlichen Krebskörper erstrecken sich einige Falten weit über die Mittellinie herüber in die andre Hälfte des Mittelstücks hinein (Taf. VIII, Fig. 21 *L*). Hier wölbt sich auch von der Mitte der Oberseite eine Falte in die Mantelhöhle hinein (*e* in Fig. 3, Taf. VII und Fig. 21, Taf. VIII). Auch auf der Außenseite weist die Mantelwand des Mittelstücks (Taf. VIII, Fig. 20—22) und der Hauptarme eine große Zahl von kleinen Erhebungen auf, die durch enge Furchen getrennt sind, welch letztere schon bei der Beschreibung des Aussehens von *D. arborescens* als ein unregelmäßiges Netzwerk erwähnt wurden, bei *D. astericola* aber fehlen. Ich möchte annehmen, daß diese zur Vergrößerung der Manteloberfläche beitragenden Vorwölbungen einen respiratorischen Zweck besitzen, da die äußere Mantelwand von der Leibeshöhlenflüssigkeit des Seesterns, die doch ausschließlich den zur Atmung des Parasiten erforderlichen Sauerstoff herbeiführt, umspült wird.

Wie aus Fig. 3, Taf. VII ersichtlich, führt die Spalte (*sp*) an der Spitze des Mittelstücks in die Mantelhöhle (*Mh*) des Krebses. Diese umgibt von allen Seiten den Mundkegel und das Ende des Abdomens und verengt sich dann zu einem halbmondförmigen schmalen Kanal, welcher unter der durch die Krümmung des Tieres nach unten gewendeten Dorsalseite des Abdomens her nach hinten zieht. Hinter den oben beschriebenen stark vorspringenden Mantelfalten (*L* und *e* in Fig. 3, Taf. VII, Fig. 21, Taf. VIII) verläuft sie durch den übrigen Teil des Mittelstücks als halbmondförmiger Hohlraum mit einer senkrecht darauf stehenden, genau in der Mitte gelegenen Spalte, wie Fig. 22, Taf. VIII zeigt (*Mh*). Dann tritt sie in die Hauptarme und im weiteren Verlauf in die Nebenarme und deren Verästelungen ein, in denen sie bis in viele der Endläppchen dringt. Auf Querschnitten durch die Arme erweist sie sich bald als eng-, bald als weitlumig und von sehr wechselnder Gestalt, liegt aber stets vorzugsweise in der ventralen Hälfte. Wie bereits früher bemerkt entwickeln sich in der Mantelhöhle die befruchteten Eier.

Knipowitsch (1892) fand im hinteren Teile der Mantelhöhle fast aller von ihm untersuchten Exemplare (bei vier von fünf) von *D. astericola* ein Häutchen, das er als Larvenhaut auffaßt, welche von der Cyprislarve beim Übergang in das definitive Stadium abgeworfen wurde. Ein derartiges Häutchen war bei *D. arborescens*

nicht anzutreffen und ist bereits früher, vielleicht zugleich mit entwickelten Cyprislarven ausgestoßen worden.

3. Das ausgebildete Männchen.

Schon in meiner vorläufigen Mitteilung über *D. arborescens* (1905) habe ich über die Entdeckung eines entwickelten Männchens — welche früher von keinem der vier bekannten Ascothoraciden bekannt waren — berichtet und seine interessante parasitische Lebensweise, sowie seine Lagerung in der Mantelhöhle des weiblichen Tieres kurz geschildert. Da das Exemplar teilweise stark verletzt ist, werde ich seine genauere Beschreibung der besseren Übersicht halber später im Anschlusse an diejenige von ähnlich gebauten und lebenden Männchen andrer, mir zur Bearbeitung vorliegenden neuen Arten von Ascothoraciden aus Echinodermen der amerikanischen »Albatroß«-Expedition bringen.

Hier möchte ich nur auf den bedeutenden Geschlechtsdimorphismus hinweisen und bemerken, daß von dem Männchen, abgesehen von den beiden neu hinzugekommenen und durch die starke Ausbildung der Generationsorgane hervorgerufenen, sehr langen, wurmförmigen Auswüchsen fast alle Charaktere der Cyprislarve in das definitive Stadium hinübergenommen worden sind, so z. B. die deutliche Gliederung des Körpers, die Furca des Abdomens, die fünf Paar Extremitäten usw.

Die Spermatozoen zeigen im Gegensatz zu denen der Mehrzahl der Crustaceen und insbesondere auch der Cirripedien eine normale Gestalt, d. h. sie besitzen außer dem Schwanzfaden ein großes, länglich-dreieckiges Kopfstück.

II. Dendrogaster ludwigi le Roi.

1. Allgemeines und Aussehen des Tieres.

Bereits im Jahre 1877 traf Herr Geheimrat Prof. Dr. Ludwig, damals in Göttingen, bei der Untersuchung eines von Semper in den fünfziger Jahren auf den Philippinen gesammelten *Echinaster fallax* Müll. Trosch. einen Parasiten in dessen Leibeshöhle an. Derselbe wies ein S-förmig gekrümmtes, sich nach der Spitze verjüngendes Mittelstück von 14 mm Länge auf, von dessen Basis zwei Hauptarme ausgingen. Das Mittelstück sowie einer der Hauptarme befanden sich in einem Arme des Echinaster, während der andre Hauptarm in der Scheibe lag, sich gabelte und diese zwei dem Magen des Seesterns angelagerten Nebenäste in die beiden benachbarten Arme

des Wirtes entsandte. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch der erstgenannte Hauptarm sich in zwei Nebenäste teilte, die aber wohl infolge der Raumbeschränkung in dem Echinasterarme derart ineinander verschlungen waren, daß ihre Feststellung sehr schwierig war. Die Nebenarme teilten sich wieder unregelmäßig in zahlreiche, kleine, mit meist dreiteiligen Endläppchen abschließende Verzweigungen, ohne eine durchlaufende Hauptachse, wie sie *D. arborescens* besitzt, erkennen zu lassen. Der aus dem abgetrennten Mittelstück herauspräparierte Teil des Tieres war in Schnittserien zerlegt worden, die jedoch bei der Übersiedlung von Geheimrat LUDWIG nach Bremen leider abhanden kamen. So war ich denn bei der Untersuchung des Parasiten nur auf einige noch vorhandene Skizzen, den Mantel des Mittelstücks und die im Laufe der Zeit in Stücke zerfallenen bräunlichgelben Arme angewiesen. Diese setzten mich wenigstens instand, den Organismus als einen *Dendrogaster* zu erkennen, dem ich in meiner vorläufigen Mitteilung (1905) den Namen *D. ludwigi* beigelegt habe.

Den äußeren Habitus des Tieres bringt die seinerzeit von Herrn Geheimrat LUDWIG angefertigte Fig. 23 auf Taf. VIII sehr gut zum Ausdruck. Bei der Betrachtung der Figur gewahrt man eine deutliche Teilung der Verzweigungen in drei Gruppen. Die nach oben gewendete (*hg*) entspricht dem in dem Seesternarm gelegenen Teile, die beiden unteren Gruppen (*ng*) bilden die beiden Nebenarme des andern Hauptarmes. Die größte Breite des Tieres steht also senkrecht zur Lage der Figur und beträgt 25 mm, die größte Länge, die im rechten Winkel dazu verläuft, mißt 22 mm. Nachfolgend stelle ich die sich entsprechenden Größendimensionen der drei bekannten Arten aus der Gattung *Dendrogaster* zum Vergleiche nebeneinander:

Art	Größte Breite	Größte Länge	Länge des Mittelstücks
D. astericola Knipowitsch	11 mm	10 mm	3 mm
D. arborescens le Roi	56 mm	41 mm	9,5 mm
D. ludwigi le Roi	25 mm	22 mm	14 mm

Die Größenmaße werden naturgemäß je nach dem Kontraktionszustande der Tiere variieren. Ältere Exemplare weisen fraglos auch einen bedeutenderen Umfang auf, doch stellen die Stücke, deren Maße verglichen werden, alle ausgewachsene Exemplare vor, da dieselben sämtlich geschlechtsreif waren.

Aus obiger Zusammenstellung geht deutlich hervor, daß *D. ludwigi* unter Berücksichtigung seiner sonstigen Maßverhältnisse durch eine besonders große Länge des Mittelstücks gekennzeichnet wird und sich schon dadurch leicht von den beiden andern Arten unterscheidet.

Die Breite des Mittelstücks beträgt an seiner Basis 4 mm, an der Spitze 2 mm. Seine Oberfläche ist glatt und entbehrt der Erhabenheiten, welche *D. arborescens* zukommen.

2. Bau des Tieres.

Es ist begreiflich, daß Querschnitte durch das vor etwa 50 Jahren konservierte Exemplar histologisch nahezu unbrauchbare Bilder lieferten. Aus diesem Grunde, und da ferner der wichtigste Teil des Parasiten, der eigentliche Krebs, fehlte, kann ich nur einige unvollkommene Angaben über den Bau der Art liefern. Dieses Wenige stimmt im wesentlichen mit den entsprechenden Verhältnissen bei den andern beiden *Dendrogaster*-Arten überein.

Aus einer vorhandenen Skizze der Antennen ergibt sich, daß diese denjenigen der andern *Dendrogaster* gleichen. Auch bei ihnen besitzt das dritte Glied die größte Länge und ihr Terminalglied trägt einen starken, sichelförmig nach hinten gebogenen Haken, sowie an der Basis der Vorderseite einen ziemlich großen Anhang. Über die Mundwerkzeuge gaben die Zeichnungen keinen Aufschluß, ebenso nicht über die andern, im Mittelstück befindlichen Teile des Krebses.

Schnitte durch den Mantel des Mittelstücks lassen erkennen, daß die Oberseite nicht die für *D. arborescens* charakteristischen Furchen aufweist. Dem Chitinüberzug des Mantels sind wie bei den andern Arten kleine rundliche Gebilde in dünner Schicht aufgelagert. Weiter kann man eine starke Muskulatur, bestehend aus einer äußeren Ring- und einer inneren Längsmuskelschicht, wahrnehmen. Den gleichen Bau besitzt die Mantelwand der Arme.

Bei der Untersuchung der Arme zeigte es sich ferner, daß sich die Hohlräume des Magens und der Mantelhöhle bis in die letzten Verzweigungen und Seitenläppchen erstrecken, und hierin, wie bei *D. arborescens*, stets nur je einen Ausläufer entsenden. In den meisten Armverästelungen befand sich auch ein Ast des Ovariums. Über die Lagebeziehungen dieser Organe in den Armen gaben Querschnitte folgenden Aufschluß: Im unteren Teil zieht sich durchweg die Mantelhöhle hin. Darüber liegt im Bindegewebe des Mantels ein Magenast und dorsal von diesem das Ovarium.

Die undifferenzierten Ovarialzellen waren nicht zu erkennen, dagegen mit einiger Deutlichkeit Eizellen im Stadium der Wachstumsperiode mit Keimbläschen und Keimfleck, umgeben von einem Follikel. Die größten Oocyten maßen 0,16 mm. In der Mantelhöhle befand sich eine große Menge befruchteter Eier von länglichrunder Gestalt und durchweg gleicher Größe, bis zu 0,42 mm. Ihr Erhaltungszustand ließ nicht erkennen, nach welchem Typus ihre eben beginnende Entwicklung vor sich ging. Von einer gemeinsamen oder einzelnen Umhüllung der Eier ließ sich keine Spur nachweisen.

Weitere Einzelheiten waren den vorhandenen Resten nicht zu entnehmen.

Bonn, 15. Juli 1906.

Literaturverzeichnis.

1903. WILHELM BERNDT, Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas Hancock, Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. S. 396—457.

1905. CLAUS-GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie. 7. Aufl. Marburg.

1902. E. FILATOWA, Quelques remarques à propos du développement postembryonnaire et l'anatomie de Balanus improvisus. Zool. Anz. Bd. XXV. p. 379—385.

1890. G. HERBERT FOWLER, A Remarkable Crustacean Parasite, and its Bearing on the Phylogeny of the Entomostraca. Quart. Journ. of Micr. Sc. New Ser. Vol. XXX. p. 107—120.

1866—79. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. GERSTÄCKER, V. Bd. 1. Abteil. Crustacea. Leipzig u. Heidelberg.

1891. A. GIARD, Remarques sur les notes précedentes. (Traduction des traveaux de FOWLER 1890 et NORMAN 1887, p. 80—96.) Bull. Scient. de la France et de la Belgique. T. XXIII. p. 96—99.

1893. A. GRUVEL, Contributions à l'Etude des Cirrhipèdes. Arch. d. Zool. exp. et gén. 3e Sér. T. I. p. 410—610.

1890—93. KORSCHELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil.

1902—03. —— —— Allgemeiner Teil.

1891. N. KNIPOWITSCH, Dendrogaster astericola nov. g. et sp., eine neue Form aus der Gruppe Ascothoracida. Biol. Centralbl. Bd. X. S. 707—711.

1892. —— Beiträge zur Kenntnis der Gruppe Ascothoracida. Trav. de la Soc. d. Nat. de St. Pétersbourg. Sect. de Zool. et de Phys. Tom. XXIII. Livr. 2. p. 1—155.

1893. —— Sur le Groupe des Ascothoracida (H. de L.-D.). Analysé par M. RACOVITZA; Remarque par H. DE LACAZE-DUTHIERS. Arch. d. Zool. exp. et gén. Notes et Revue. p. XVII—XX.

1880. H. DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire de la Laura Gerardiae type nouveau de Crustacé parasite. Arch. d. Zool. exp. et gén. T. VIII. p. 537—581.

1883. H. de Lacaze-Duthiers, Histoire de la Laura Gerardiae type nouveau de crustacé parasite. Mem. de l'Acad. des Sciences de l'Inst. de France. T. XLII. p. 1—160.

1887. C. A. M. Norman, Report on the Occupation of the Table (at the Zool. Stat. at Naples). Rep. of the 57 Meet. of the Brit. Ass. f. the Adv. of Sc. p. 85—86.

1890. M. Nussbaum, Anatomische Studien an californischen Cirripedien. Bonn.

1905. Otto le Roi, Zwei neue parasitische Cirripedien aus der Gruppe der Ascothoracida. Zool. Anz. Bd. XXIX. S. 399—401.

1897. W. Weltner, Verzeichnis der bisher beschriebenen recenten Cirripedienarten. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 63. Bd. I. S. 227—280.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

bg, Bindegewebe;
ch, Chitin;
ep, Epithelzellen;
fr, Verwachsungsfurche der zweiten Maxillen;
H, Vorraum;
K, Kanäle des Genitalapparates;
kb, Keimbläschen;
Kf, Keimfleck;
lm, Längsmuskeln;
m, Muskeln;
Ma, Magenäste;
Mg, Hauptmagen;
Mh, Mantelhöhle;
ms, Mittelstück;
Mx_1, erste Maxillen;
Mx_2, zweite Maxillen;
Ob, Oberlippe;
Oes, Oesophagus;
Ov, Ovarium;
rm, Ringmuskeln;
sp, Mantelspalte;
x, undifferenzierte Keimzellen.

Tafel VII.

Fig. 1. *Dendrogaster arborescens* von oben gesehen in *Dipsacaster sladeni* Nach einer Photographie. Natürl. Größe. Der Endteil des oberen linken Nebenarmes ist nicht mehr auf der Figur, derjenige des oberen rechten Nebenarmes fehlt. *h*, Hauptarm; *na*, Nebenarm.

Fig. 2. Derselbe von unten. Nach einer Photographie. Natürl. Größe.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Mitte des Mittelstücks, nach Querschnitten rekonstruiert, halb schematisch. Vergr. 12. Verdauungsapparat grün, Ovar rot, Oviduct gelb. *K*, Mundkegel; Od_1, Ausführungsgang; Od_2, sackförmiger Teil des Oviducts; *e*, Dorsalfalte der Mantelwand; *L*, Lateralfalte der linken Mantelwand; *V*, Anschnitte von Seitenfalten der rechten Mantelwand; *f*, Furchen der rechten Mantelwand; *w*, Mantelwand. Die punktierten Linien *1* und *2* deuten die Lage der in Fig. 21 und 22, Taf. VIII dargestellten Querschnitte an.

Fig. 4. Linke Antenne, von links gesehen, rekonstruiert aus Querschnitten. Vergr. etwa 100. Nur die Muskeln der linken Hälfte sind eingezeichnet, ebenso von den Anhängen nur der Haken, *hk*, und das »Anhängsel« *r*.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch das Vorderende des Mittelstücks; Mundwerkzeuge plastisch. Aus Querschnitten rekonstruiert. Vergr. 25. Oberlippe gelb;

erste Maxille karminrot; zweite Maxille ziegelrot; Verdauungsapparat grün; Nervensystem blau, *N*; *B*, Zapfen; *ant*, Antenne.

Fig. 6. Querschnitte durch die Mundwerkzeuge. Vergr. 65. *a*, Schnitt durch die röhrenförmig verwachsene Oberlippe und die Spitzen der zweiten Maxillen. *b*, Schnitt durch die Oberlippenröhre mit Vorraum, die Spitzen der ersten und die verwachsenen zweiten Maxillen. *c* und *d*, Schnitte durch die verwachsenen Mundwerkzeuge.

Fig. 7. Querschnitt durch die verwachsenen beiden Maxillen. Vergr. 125. *bf*, Bindegewebsfasern; *ex*, Ausführungsgänge der Excretionsapparate; *gh*, Gelenkhäutchen; *t*, sternförmige Chitinfalten.

Fig. 8. Querschnitt durch den Anfangsteil des Oesophagus. Vergr. 220.

Fig. 9. Querschnitt durch die Mitte des Oesophagus. Vergr. 220. *m*, Radiärmuskeln.

Fig. 10. Querschnitt durch den Zapfen. Vergr. 125. *me*, Epithel des Magens.

Fig. 11. Magenepithel quergetroffen. Vergr. 220. *b*, Mageninhalt.

Tafel VIII.

Fig. 12. Querschnitt durch die Bauchkette. Vergr. 220. *ng*, Neuroglia der Autoren; *rz*, Riesenganglienzellen; *g*, gewöhnliche Ganglienzellen; *nk*, Kerne der Neuroglia.

Fig. 13. Querschnitt durch den Ausführungsteil der Oviducte. Vergr. 220.

Fig. 14. Querschnitt durch das Epithel des sackförmigen Oviductabschnittes. Vergr. 220.

Fig. 15. Ovarialteil mit Spermatozoen *sn*. Vergr. 125. *lr*, Basalmembran.

Fig. 16. Teil eines Ovars mit Oocyte und Follikelbildung. Vergr. 220.

Fig. 17. Ovarialteil mit entwickelteren Oocyten. Vergr. 125. *fk*, Follikel; *d*, Oocyte im Verbande der Follikelzellen.

Fig. 18. Befruchtetes Ei mit Blastodermkappe. Vergr. 50. *bl*, Blastoderm.

Fig. 19. Schnitt durch einen Kanal des Genitalapparates. Vergr. 125. *pz*, drüsige Epithelzellen.

Fig. 20. Querschnitt durch die Mantelwand des Mittelstücks. Vergr. 125. *kz*, Körnchenbelag; ep_1, Epithel der Außenseite; ep_2, Epithel der Innenseite.

Fig. 21 u. 22. Querschnitte durch das Mittelstück, entsprechend den punktierten Linien *1* (= Fig. 21) und *2* (= Fig. 22) in Fig. 3, Taf. VII. Vergr. 24. *e*, Dorsalfalte der Mantelwand; *L*, Lateralfalte der linken Mantelwand; ep_2, Innenepithel des Mantels; *px*, Epithel der Kanäle des Genitalapparates.

Fig. 23. *Dendrogaster ludwigi*, nach einer 1877 von Geheimrat LUDWIG angefertigten Zeichnung. Natürl. Größe. *hg*, Verästelungen des einen Hauptarmes; *ng*, Verästelungen des andern Hauptarmes.

Die Genitalanlagen der Rhizophysalien.

Von

Dr. med. **Otto Steche**, Leipzig.

Mit Tafel IX—XI und 3 Figuren im Text.

Unter den Physophoren, den mit einer Pneumatophore ausgestatteten Siphonophoren, nimmt die Gruppe der Rhizophysalien zweifellos eine scharf abgesonderte Stellung ein. Schon äußerlich markiert sich diese auf den ersten Blick durch den außerordentlichen Umfang der Pneumatophore, welche die fast aller andern Physophoren, mit Ausnahme der Velleliden und Porpitiden, um ein Vielfaches an Größe übertrifft. Bei *Physalia* erreicht sie eine geradezu monströse Ausbildung, weitaus die größte, die wir in der Siphonophorenreihe überhaupt kennen. Sie geht dabei vielfache Veränderungen ein, Anpassungen an das Schwimmen auf der Wasseroberfläche, doch zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß sie sich auf die einfachere Pneumatophore der Rhizophysiden leicht zurückführen läßt.

Abhängig von dieser Größe der Pneumatophore ist jedenfalls ein zweiter Charakterzug der Rhizophysalien, nämlich der Mangel an Schwimmglocken. Sie waren überflüssig geworden, da der hydrostatische Apparat allein genügte, um die Kolonie in richtiger Stellung und Höhe im Wasser zu erhalten, und wurden deshalb rückgebildet.

Zwei andre Merkmale lassen sich dagegen nicht so einfach auf Anpassung an eine neue Lebensweise zurückführen, vielmehr sprechen sie dafür, daß die Rhizophysalien sich schon früh in der Stammesgeschichte von den andern Physophoren abgezweigt haben müssen. Es ist dies einmal der vollständige Mangel an Deckstücken, die fast allen andern Gruppen zukommen. Doch sind Deckstücke im Siphonophorenorganismus recht labile Gebilde, die bei nahe ver-

wandten Formen ganz verschieden ausgebildet sein können, so daß es mißlich wäre, ihnen allein eine so wesentliche Bedeutung zuzuschreiben. Wichtiger ist deshalb der zweite Faktor, der durchaus abweichende Bau der Genitalanlagen. Sie unterscheiden sich einmal so fundamental von denen aller andern Physophoren, anderseits sind sie bei den verschiedenen, hierher gehörigen Gruppen so ähnlich, daß sie den besten Beweis für die natürliche Zusammengehörigkeit der Formen geben, die CHUN 1888 als Rhizophysaliae vereinigte und als besondere Unterordnung den übrigen Physophoren gegenüberstellte.

Neben der großen Pneumatophore, die natürlich zuerst alle Aufmerksamkeit auf sich zog und eine große Literatur hervorrief, waren es besonders diese eigenartigen Genitaltrauben, die das Interesse der Forscher auf sich lenkten. Während wir aber jetzt über die Struktur der Luftflasche wohl unterrichtet sind, gelang es bei den Geschlechtsanlagen nicht, völlig über ihren Bau und ihre Funktion ins klare zu kommen.

Das Problem, das vorlag, wurde schon sehr früh erkannt. Bereits HUXLEY berichtet in seiner 1859 erschienenen Abhandlung »The oceanic Hydrozoa« die merkwürdige Tatsache, daß es ihm nicht gelungen sei, die weiblichen Anlagen der Kolonie aufzufinden. An den Seitenzweigen der einzelnen Genitaltrauben fanden sich eine Anzahl halbkugeliger Vorwölbungen, die nach Analogie der übrigen Siphonophoren ohne weiteres als Spermarien imponierten. Darüber stand eine deutlich ausgebildete Meduse, mit Radiär- und Ringkanälen, an einem langen Stiel. Die Vermutung lag sehr nahe, in ihr die Bildungsstätte der weiblichen Keimzellen zu sehen, doch gelang es HUXLEY zu seiner Überraschung nicht, irgend eine Spur davon nachzuweisen. Sofort drängte sich wieder ein Analogieschluß auf. Bei einer Anzahl von Hydroiden lösen sich die Geschlechtsmedusen auf einem frühen Stadium ab und bringen erst während ihres pelagischen freien Lebens die Keimzellen zur Reife. Ein sehr gutes und besonders naheliegendes Vergleichsobjekt sind die Velleliden, an deren Blastostylen wohl ausgebildete Anthomedusen knospen, die sogenannten Chrysomitren. Diese zeigen bei ihrer Ablösung noch keine Spur von Keimzellen. Zuerst durch einen zufälligen Fund METSCHNIKOFFS in der Straße von Messina, später durch systematische Tiefenfänge gelang jedoch der Nachweis, daß diese Chrysomitren in das Tiefenwasser hinabsinken und dort ihre Geschlechtsprodukte zur Entwicklung bringen. Die nach der Be-

fruchtung sich entwickelnde Larve steigt durch Bildung spezifisch leichter Stoffe wieder an die Oberfläche empor.

Es lag sehr nahe, hier eine ähnliche Loslösung der Meduse in unreifem Zustande anzunehmen, um so mehr, da selbst die ältesten Exemplare noch kein ausgebildetes Manubrium zeigten. Diese von HUXLEY ausgesprochene Annahme wurde von allen späteren Beobachtern geteilt. Auffallend war nur, daß man niemals entweder losgelöste Medusen, noch, was viel leichter gewesen wäre, Kolonien antraf, an deren Genitaltrauben die Medusen abgelöst waren. HAECKEL führt in seinem Challenger-Bericht allerdings eine derartige Beobachtung an, doch ist eine Verwechslung sehr leicht möglich. Die Physalien haben nämlich an ihren Genitaltrauben polypoide Anhänge, die in ihrem Bau den Medusenstielen in hohem Grade gleichen, — die sogenannten Gallertpolypoide, von denen später noch zu reden sein wird — und die deshalb sehr leicht fälschlich als Medusenreste gedeutet werden können. HAECKEL war jedenfalls so fest von der Richtigkeit seiner Hypothese überzeugt, daß er fortwährend von weiblichen medusoiden Gonophoren spricht, in deren Manubrium die Eier reifen, und nur kurz erwähnt, daß tatsächliche Beobachtungen darüber noch nicht vorliegen.

Auch CHUN, der Begründer der Gruppe der Rhizophysalien, dem wir die eingehendste Beschreibung ihres ganzen Baues und auch der Genitalanlagen verdanken, teilt diese Ansicht durchaus, wenn er gleich die mangelnden Beweise hervorhebt. Merkwürdig ist, daß alle diese Beobachter angeben, reife Spermatozoen bemerkt zu haben, ohne sich eine Vorstellung darüber zu bilden, wie denn die Befruchtung zustande kommen soll, wenn die beiderseitigen Geschlechtsprodukte zu so ganz verschiedenen Orten und Zeiten zur Reife kommen.

Als letzte Arbeit über diesen Gegenstand erschien 1897 eine Publikation von SEITARO GOTO, in der sehr eingehende und meist richtige Angaben über die Entwicklung der männlichen Gonophoren gemacht werden. Natürlich kommt der Autor auch auf das Problem der Entwicklung der weiblichen Anlagen zu sprechen, vermag aber da nichts Neues vorzubringen.

Im Winter 1905 beschäftigte ich mich mit Untersuchungen über Glockenkernbildung bei Hydroiden und Siphonophoren. Bei der Gelegenheit fertigte ich auch Schnittserien durch das sogenannte weibliche Gonophor von *Physalia* an. In einer derselben hatte ich zufällig ein ganz großes »männliches Gonophor« mit geschnitten.

In ihm fand ich zu meinem größten Erstaunen eine einschichtige Lage von ganz unreifen Keimzellen, während ich ein dickes Spermarium erwartet hatte. Dieser Befund reizte mich natürlich zur weiteren Verfolgung, und nach mannigfachen Irrtümern, bedingt dadurch, daß ich auch ganz in der herkömmlichen Vorstellung befangen war, gelang es mir, die Frage nach der Entstehung der Geschlechtszellen bei den Rhizophysalien in befriedigender Weise zu lösen. Herr Geheimrat CHUN stellte mir für diese Untersuchungen sein außerordentlich reiches Material an Rhizophysalien zur Verfügung, das vorwiegend von der deutschen Tiefseeexpedition, aus Neapel und von der Chierchia-Expedition stammte und eine Anzahl von Species der Oberfläche wie der Tiefsee umfaßte. Es war mir dadurch ein vorzügliches Vergleichsmaterial geboten, und ich möchte diese Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, Herrn Geheimrat CHUN meinen verbindlichsten Dank für seine Freundlichkeit auszusprechen.

Zum Verständnis der folgenden Ausführungen wird es nötig sein, mit ein paar Worten die Verteilung der Genitalanlagen am Stamm einer Rhizophysalie zu erwähnen. Am leichtesten ist dies bei *Rhizophysa*, wo die Verhältnisse noch am ursprünglichsten und klarsten zutage liegen. *Rhizophysa* besitzt einen langen, verhältnismäßig dünnen drehrunden Stamm, an dessen oberem Ende die große, birnförmig gestaltete Luftflasche sitzt. Die Anhänge stehen an diesem Stamm alle auf einer geraden, längs verlaufenden Linie, die die Ventralseite der Kolonie markiert. In dieser Linie nehmen die einzelnen Gruppen von Anhängen distal an Größe zu. Es folgen sich in regelmäßigen, allmählich an Länge zunehmenden Abständen je ein Freßpolyp, an dessen Stielabschnitt ein langer Fangfaden sitzt. Zwischen diesen Gruppen, in der Mitte der Internodien, sitzen die Genitalanlagen. Im entwickelten Zustand bilden sie bei *Rhizophysa* ein großes traubenförmiges Organ. An einem ziemlich kurzen, dicken, muskulösen Stamme sitzen eine ganze Anzahl von Seitenzweigen, bis etwa 30. Jeder dieser Seitenzweige besteht seinerseits aus einem cylindrischen Stiel, der an seinem Ende in einen Taster, den sogenannten Genitaltaster, ausläuft, von polypoidem Bau, ohne Mundöffnung. Rings um die Achse dieses Stiels sitzen sechs bis zehn kugelige bis ovale Säckchen, die sogenannten männlichen Gonophoren. Zwischen ihnen, dicht unterhalb des Genitaltasters, findet sich ein medusoides Gebilde, mit langem Stiel, typisch ausgebildeten Ring- und Radiärkanälen und einem deutlichen Velum, das

die Öffnung der Glockenhöhle umsäumt. Es stellt das sogenannte weibliche Gonophor dar.

Gehen wir am Stamm aufwärts gegen die Pneumatophore zu, so nehmen alle diese eben beschriebenen Gruppen an Größe ab. Dies hat seinen Grund darin, daß sie alle hervorgehen aus einer Knospungszone, die im Bereich der Luftflasche selbst liegt und von der aus die einzelnen Anhänge durch Streckung des Stammes allmählich distal verlagert werden. Diese Knospungszone zieht sich als deutlich markierter Streifen weit an der Wand der Pneumatophore in die Höhe. Ihr jüngster Teil stellt eine verdickte Lage von Ecto- und Entoderm dar. Je weiter wir distal fortschreiten, desto mehr erhebt sie sich kammartig, und nach und nach beginnt sie sich in einzelne Anlagen zu sondern. Zuerst treten zapfenartige Vorsprünge auf, die künftigen Freßpolypen. Weiter unten sehen wir diese an ihrem dünneren Stielabschnitt eine halbkugelige Vorwölbung bilden, die Anlage des Fangfadens. In dieser selben Zone treten auch die ersten Anlagen der Genitaltrauben auf. Zwischen den einzelnen Polypenanlagen bildet nämlich die Knospungszone rundliche, zunächst ganz ungegliederte Vorsprünge. Sie nehmen an Größe zu, je weiter wir distal vorrücken. Etwa in der Zone, wo wir von der Basis der Pneumatophore auf den Stamm übergehen, beginnen sie sich zu differenzieren. Sie sind inzwischen zu ovalen Säckchen herangewachsen und diese treiben nun ihrerseits ringsum halbkugelige Vorsprünge, die Anlagen der einzelnen Seitenzweige. Schritt für Schritt läßt sich nun die weitere Differenzierung verfolgen, wie dies Chun schon in seinem Aufsatze »Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren« getan hat. Die einzelnen Vorsprünge strecken sich in die Länge. An ihrem Ende setzt sich eine konische Partie durch einen dünneren Stiel ab, die Anlage des Genitaltasters. Dicht darunter entsteht eine typische Glockenkernanlage, aus der die Meduse des sogenannten weiblichen Gonophors sich entwickelt. Erst wenn diese schon stattlich herangewachsen ist und alle medusoiden Schichten angelegt hat, entstehen rings um den Stamm neue Aussackungen, die Anlagen der »männlichen Gonophoren«. Ich habe der Chunschen Schilderung nichts Wesentliches hinzuzufügen, nur eins möchte ich bemerken. Die Stelle der Medusenanlage sondert den Stiel des Seitenzweigs nicht in so scharfer Weise in zwei Abschnitte, wie Chun annimmt. Allerdings entstehen die männlichen Gonophoren zum größten Teil im proximalen Abschnitt, aber gewöhnlich sitzen noch einer gegen-

über und einer distal von dem Medusenstiel, so daß also die generative Zone nicht auf den proximalen Abschnitt beschränkt ist.

Im weiteren Verlauf reifen diese Anlagen immer mehr heran, ohne daß noch eine weitere Differenzierung einträte. Der Genitaltaster streckt sich bedeutend in die Länge, die Meduse bildet eine weite Glockenhöhle, die nach außen durchbricht, die Gonophoren wachsen heran und formen sich zu medusoiden Gemmen um. Auf alle diese Details werde ich später noch eingehender zu sprechen kommen. Hier kommt es mir nur darauf an, zu zeigen, wie man an einem und demselben Exemplar die ganze Entwicklung schrittweise verfolgen kann und daraus ein klares Bild über den Aufbau der Genitalanlagen zu gewinnen vermag. Bei *Physalia* liegen die Dinge im Prinzip ähnlich. Hier ist aber der Stamm sehr stark verkürzt und auf die Ventralfläche der Pneumatophore zurückgezogen. Infolgedessen sind die einzelnen Anhänge dicht gedrängt und in ihrer Reihenfolge nicht so leicht zu erkennen. Auch ist die Knospungsfolge eine etwas abweichende und weniger durchsichtige und der Bau der Genitaltrauben verwickelter, wie später noch genauer zu zeigen sein wird.

Die histologische Untersuchung der hier geschilderten Entwicklungsstadien lehrte mich nun Herkunft und Verteilung der Keimzellen genau kennen und gab damit eine eindeutige einfache Lösung des alten Problems. Verfolgen wir also zur Darlegung dieser Verhältnisse die Genitalanlage durch die ganze Entwicklungsreihe so weit als möglich.

Das erste, was wir von Genitalanlagen wahrnehmen können, ist, wie oben gesagt, eine schwache halbkugelige Vorwölbung zwischen den Anlagen je eines Freßpolypen mit seinem Fangfaden. Ein Durchschnitt durch dies Stadium zeigt folgendes Bild:

Das Ectoderm der Knospe besteht aus einer einfachen Lage hoher kubischer Zellen mit hellem Protoplasma und großen Kernen, die ein oder zwei Kernkörperchen und kleine Chromatinkörnchen, ziemlich regelmäßig in einem Netzwerk verteilt, enthalten. Das Entoderm dagegen ist mehrschichtig; es erfüllt das Lumen bis auf einen schmalen Spaltraum. In ihm zeigt sich nun von vornherein eine deutliche Differenzierung in zwei Zellarten. Das Lumen umgeben hochcylindrische, eng aneinander gedrängte Zellen. Sie entsprechen in ihrem Habitus völlig denen, die das einschichtige Entoderm des Stammes bilden, nur sind sie als jugendliche Zellen noch regelmäßiger geformt und protoplasmareicher. Ihr Kern ist lang

gestreckt, enthält meist zwei Nucleoli und ist dunkler gefärbt durch große eckige, ebenfalls netzartig verteilte Chromatinbrocken, zwischen denen kleinere Chromatinelemente als feine Körnchen diffus zerstreut sind. Diese Zellen liegen im wesentlichen einschichtig, nur selten drängen sie sich zu zweit übereinander. Zwischen ihnen und der Stützlamelle liegt nun eine mehrfache Lage von Zellen, die durch Form und Färbung von vornherein als andersartig charakterisiert sind. Meist sind sie rundlich, durch gegenseitige Abplattung etwas unregelmäßig polyedrisch gestaltet. Ihr Protoplasma ist ganz hell und feinkörnig, Zellgrenzen sind nur schwer wahrzunehmen. Die Kerne unterscheiden sich von denen des darunterliegenden Entoderms sofort durch größere Helligkeit. Sie gleichen im Farbenton etwa den Ectodermkernen, haben gleich ihnen auch ein fein granuliertes Chromatinnetz, unterscheiden sich aber von ihnen durch die bedeutendere Größe der Nucleolen, deren sie einen oder zwei besitzen. Der Kern im ganzen ist entsprechend der Form der Zelle mehr oder weniger rundlich. Charakteristisch für diese Zellen ist nun besonders auch ihre Anordnung. Sie liegen unmittelbar unter der Stützlamelle und zwar in Nestern beieinander. Ein solches Nest setzt sich gewöhnlich aus etwa acht bis zwölf Zellen zusammen, manchmal auch nur aus zwei bis vier. Sie bilden Halbkugeln, deren Basis der Stützlamelle aufsitzt. Offenbar sind diese Haufen durch Teilung einer einzigen Zelle entstanden. Ihre Lage, stets so unmittelbar unter der Stützlamelle, die hier an der Knospungsstelle stark verdünnt war, brachte mich auf den Gedanken, es möchte sich hier vielleicht um Einwanderung von Ectodermzellen handeln, mit denen sie in Form und Färbung große Ähnlichkeit zeigten. Diese Vermutung ließ sich nicht bestätigen. In allen Fällen fand sich die Stützlamelle, wenn nur der Schnitt exakt genug geführt war, um den Scheitel der Knospe senkrecht zu treffen, völlig intakt. Da es mir nicht gelungen ist, diese Zellen weiter oberhalb in der noch undifferenzierten Knospungszone mit Sicherheit nachzuweisen, so bleibt nur die Annahme übrig, daß sie an Ort und Stelle durch Abspaltung von Entodermzellen entstanden sind.

Diese »interstitiellen Zellen«, um mich eines indifferenten Ausdruckes zu bedienen, der nach KLEINENBERGS Vorgang für solche, der Stützlamelle anliegenden, abweichend gebauten Zellen vielfach gebraucht worden ist, zeigen nun zweifellos eine rege Vermehrung. Dafür sprechen einmal karyokinetische Figuren, die auch in allen übrigen Schichten, besonders zahlreich aber gerade hier anzutreffen

sind. Zweitens weist die erwähnte nesterförmige Anordnung darauf hin, daß diese Zellhaufen durch Teilung aus einer Mutterzelle entstanden sind. Damit im Zusammenhang steht ein dritter Umstand. Durch ihre rege Teilung haben diese interstitiellen Zellen das Entoderm von der Stützlamelle abgedrängt und üben bei ihrem Wachstum einen Druck aus, der die ihnen zugewandten Teile der Entodermzellen komprimiert, so daß sie eine halbmondförmige Gestalt annehmen. Häufig sieht man nicht nur die Zellen, sondern sogar die Kerne, die den interstitiellen Zellen unmittelbar anliegen, abgeplattet und in der Längsachse verkürzt.

Daß es sich hierbei nicht einfach um jugendliche Entodermzellen handelt, lehrt ein Vergleich mit der Knospe eines Fangfadens, die in unmittelbarer Nachbarschaft der Genitalanlage aus dem Basalabschnitt eines Freßpolypen hervorsproßt und genau auf derselben Entwicklungshöhe steht (Fig. 1). Hier sehen wir unter einem hohen mehrschichtigen Ectoderm ein Entoderm, das etwa ebensoviele Schichten zeigt, wie das der Genitalknospe und das Lumen ebenfalls bis auf einen schmalen Spaltraum ausfüllt. Zwischen diesen Entodermzellen ist aber nicht die geringste Andeutung eines Unterschiedes zu bemerken, alle sind hohe cylindrische Zellen, deren Kerne eine gleiche Struktur und Färbung zeigen. Damit ist wohl der beste Beweis geliefert, daß es sich in der Genitalanlage um Zellen besonderer Art handelt.

Verfolgen wir nun ihr Schicksal im weiteren Verlauf der Entwicklung. Auf den nächsten Stadien, in denen die Genitalknospe sich immer stärker vorwölbt, bis sie ein ovales, kurzgestieltes Säckchen bildet, treffen wir die Zellen immer wieder in derselben typischen Anordnung. Sie sitzen als halbkugelige Haufen der Stützlamelle auf, allmählich an Zahl zunehmend, mehr als proportional dem Wachstum der Gesamtknospe, so daß sie endlich eine ziemlich eng geschlossene mehrschichtige Lage bilden. Nun beginnt sich die Genitalanlage zu differenzieren durch Hervorsprossen der Seitenzweige. Eine einzelne solche halbkugelige Anlage bietet fast dasselbe Bild wie die erste Anlage der ganzen Traube. Das Ectoderm ist hier allerdings zellreicher durch Einlagerung einer Menge von Nessel- und Drüsenzellen, aber Form und Färbung seiner Grundzellen sind dieselbe geblieben. Das Innere haben wir wieder ziemlich ausgefüllt von einer mehrschichtigen Zellmasse, an der man sofort die einfache Lage dunkler typischer Entodermzellen von den darüber liegenden helleren interstitiellen Zellen unterscheiden kann.

Bei genauerer Betrachtung ergibt sich jedoch ein Unterschied. An der Spitze der ganzen Anlage findet sich stets ein Bezirk, dem die interstitiellen Zellen völlig fehlen. Das Entoderm liegt dort unmittelbar einschichtig der Stützlamelle an.

Die Bedeutung dieser Erscheinung ergibt sich sofort aus dem Verhalten auf den nächsten Stadien. Die Seitenzweige beginnen sich in die Länge zu strecken und in ihre einzelnen Teile zu differenzieren. Zuerst tritt an der Spitze die Anlage des Genitaltasters auf als ein langgestreckter zapfenartiger Vorsprung, dessen Ectoderm sich durch den Besitz besonders vieler Nesselkapseln und Drüsenzellen auszeichnet. Im Bau seines Entoderms finden wir nun von vornherein eine wichtige Abweichung von der übrigen Genitalanlage. Es besteht nur aus einer einfachen Schicht typischer Entodermzellen, von den interstitiellen Zellen ist keine Spur zu bemerken. Besonders schön demonstriert dies ein Längsschnitt durch die Spitze eines Seitenzweiges. Man sieht dann, wie an der Basis des Tasters die interstitiellen Zellen, die proximal eine mehrschichtige Lage bilden, plötzlich wie abgeschnitten aufhören (Fig. 5). Offenbar nehmen also diese interstitiellen Zellen von vornherein am Aufbau des Genitaltasters gar nicht teil.

Ganz dasselbe zeigt sich nun, und darauf ist besonders Wert zu legen, wenn unmittelbar unter der Basis des Genitaltasters sich das sogenannte weibliche Gonophor anzulegen beginnt. Fig. 4 stellt einen Schnitt dar, der diese Medusenanlage und daneben, ebenfalls längsgeschnitten, die Knospe eines »männlichen Gonophors« zeigt. Wir sehen an dem ersten ein mehrschichtiges Ectoderm, durchsetzt mit Drüsenzellen, im Inneren einen Glockenkern mit deutlicher Glockenhöhle. Das Entoderm der ganzen Anlage ist einschichtig und besteht aus cylindrischen Zellen mit langgestreckten dunklen Kernen, typischen Entodermzellen. Nirgends ist eine der so leicht kenntlichen interstitiellen Zellen zu erblicken, und auf keinem der zahlreichen Schnitte, die ich daraufhin durchmustert habe, ist es mir gelungen, in dieser Medusenanlage eine Spur davon nachzuweisen. Aus diesem Befunde folgt also mit absoluter Sicherheit, daß diese Zellen auch nicht an der Bildung des »weiblichen Gonophors« beteiligt sind.

Etwas später als diese beiden ersten Organe beginnen sich an dem Seitenzweig der Genitaltraube die »männlichen Gonophoren« zu differenzieren. Sie erscheinen zunächst wieder als halbkugelige Vorwölbungen, und diese wiederholen zum dritten Male das Bild,

das uns zuerst bei Anlage der Gesamttraube, dann bei der der Seitenzweige entgegentrat. Einschichtiges Ectoderm, mehrschichtiges Entoderm, bestehend aus einer dem Lumen zugekehrten Lage von gewöhnlichen Entodermzellen und einer mehrfachen Schicht von interstitiellen Zellen. In diese Gonophoren rücken also die interstitiellen Zellen ein. Und zwar ergibt die Untersuchung weiterer Stadien, daß diese Gonophoren ihr alleiniger Bestimmungsort sind. Schon in dem Stadium der Fig. 4 findet man im Entoderm der Achse des Zweiges nur noch vereinzelte Zellen, und etwas später sind sie völlig daraus verschwunden und alle in die Gonophorenanlagen eingerückt. Sie häufen sich in ihnen zu einer dicken Lage an.

Diese Gonophoren strecken sich nun im Verlaufe der Entwicklung mehr und mehr zu länglich-ovalen, durch eine schmälere Stielpartie vom Stamme abgesetzten Gebilden. Erst wenn sie eine beträchtliche Größe erreicht haben, beginnen sie sich zu medusoiden Gemmen umzubilden dadurch, daß an der Spitze sich ein ectodermaler Glockenkern einstülpt. Er ist von vornherein sehr schwach ausgebildet, aus wenigen Zellen zusammengesetzt und bildet nur eine schmale spaltförmige Glockenhöhle aus. Auf den nächsten Stadien zeigt er aber eine rapide Größenzunahme. Sie rührt nicht davon her, daß die Zellen sich durch Teilung rasch vermehrten, sondern die interstitiellen Zellen treten in geschlossener Schar in den Glockenkern über. Von Anfang an erscheint die seitliche Abgrenzung der ectodermalen Einstülpung gegen die interstitiellen Zellen nicht scharf, wie auch aus Fig. 4 ersichtlich, um so mehr, da die Ectodermzellen den interstitiellen Zellen an Größe und Färbung sehr ähnlich sind, so daß ich eine Zeitlang glaubte, der Glockenkern würde überhaupt direkt durch Zusammentritt der interstitiellen Zellen gebildet, ganz ohne Einstülpung vom Ectoderm aus. Später gelang es mir aber, diese mit Sicherheit nachzuweisen.

Durch die Aufnahme der interstitiellen Zellen wächst der Glockenkern kappenförmig gegen die Basis des Gonophors hin vor. Von seinen Blättern vergrößert sich hauptsächlich das innere, in das die interstitiellen Zellen einrücken. Beide liegen dicht aufeinander, die Glockenhöhle bleibt dauernd ein schmaler Spaltraum. Der ganze Prozeß verläuft sehr rasch. Bei dem Exemplar, von dem Fig. 4 entnommen ist, die einen ganz kleinen Glockenkern zeigt, sind an der nächst älteren Genitaltraube schon alle interstitiellen Zellen in das Ectoderm übergetreten. Man sieht dann auf dem

Längsschnitt einen hufeisenförmigen Zellkomplex, der durch eine deutliche Stützlamelle vom Entoderm wie vom Ectoderm abgesetzt ist. Er besteht vorwiegend aus den oft genannten hellen, rundlichen, ehemals »interstitiellen« Zellen. An seiner Peripherie finden sich einige mehr abgeflachte Zellen, die eine Art Epithel darstellen, von denen aber auch Fortsätze sich zwischen die inneren Zellen hineinerstrecken. Das Entoderm, das von diesem Hufeisen umfaßt wird und so ein kegelförmiges Manubrium darstellt — das also hier nicht durch distales Vorwachsen des Entoderms, sondern durch proximales Herabdringen des Ectoderms gebildet wird — besteht jetzt nur noch aus gewöhnlichen cylindrischen dunklen Zellen. Es ist vielfach zweischichtig geworden, diese Vermehrung stammt aber nicht daher, wie man denken könnte, daß die interstitiellen Zellen sich in definitives Entoderm umgewandelt hätten. Vielmehr finden im Entoderm selbst zahlreiche Kernteilungen statt, die zur Erklärung dieses Zuwachses völlig ausreichen. Außerdem finden sich niemals Übergänge zwischen interstitiellen und definitiven Entodermzellen.

Die interstitiellen Zellen liegen also jetzt im ectodermalen Überzug des Manubriums eines medusoiden Gonophors. Von den übrigen Schichten einer Meduse ist allerdings nicht viel nachzuweisen. Selbst das subumbrellare Ectoderm ist nicht als deutliche Schicht abgrenzbar, ebensowenig eine Entodermlamelle. Auf manchen Schnitten nur finden sich zwischen dem Epithel des Manubriums und dem äußeren Ectoderm, durch Stützlamellen abgesetzt, einige zerstreute Kerne, die man einer dieser beiden rückgebildeten Lagen zurechnen muß. Dagegen sind deutliche Radiärkanäle vorhanden, aber stets nur zwei an der Zahl, wie Querschnitte beweisen. In ihrer Nachbarschaft ist auch eine zusammenhängende einschichtige Entodermlage erhalten.

Das Bild, das ich hier geschildert habe, gleicht vollkommen dem, wie wir es bei der Anlage von Geschlechtsindividuen der Hydroiden und Siphonophoren zu sehen gewohnt sind. Eine medusoide Knospe mit rückgebildeten Medusenschichten, deren ectodermales Manubriumepithel die Keimzellen enthält. Die weitere Entwicklung beweist, daß auch in unserm Falle diese Auffassung berechtigt ist. Wir dürfen von nun an die früheren »interstitiellen« Zellen mit vollem Recht als Keimzellen bezeichnen. Da wir sie aber ohne Lücke von dem ersten Auftreten der Genitalanlage an bis zu ihrer Ankunft im Ectoderm des Manubriums verfolgt haben, so ist damit der Nachweis für das Vorhandensein wohl differenzierter Keim-

zellen während der ganzen Entwicklung der Genitalanlage geliefert. Wir haben sie durch alle Stadien auf ihrer Wanderung beobachtet und gesehen, daß sie nur in die »männlichen Gonophoren« einrücken. Der Genitaltaster und die »weibliche Meduse« bleiben vollkommen frei davon. Es ist damit der Beweis geführt, daß das sogenannte weibliche Gonophor in Wahrheit mit der Produktion von Geschlechtszellen gar nichts zu tun hat. Man müßte denn annehmen, daß die so früh differenzierten Keimzellen nur bestimmt seien, sich zu Spermatozoen zu entwickeln und daß die Eizellen erst viel später sich in der Meduse differenzierten. Daß auch diese Annahme überflüssig und unrichtig wäre, wird der weitere Verlauf der Entwicklung zeigen. Beiläufig bemerken möchte ich hier noch, daß diese frühzeitige Verteilung der Keimzellen in die Gonophoren auch den Umstand erklärt, daß wir später alle Gonophoren einer Genitaltraube auf demselben Entwicklungsstadium finden. Da keine Keimzellen im Entoderm des Stammes zurückbleiben, so ist eben die fortdauernde Bildung neuer Gonophoren ausgeschlossen.

Lassen wir nun zunächst die Weiterentwicklung der Genitalanlagen von *Rhizophysa* beiseite und wenden uns zur Darstellung der parallelen Entwicklung der *Physalia*.

Wie schon im Anfang erwähnt, folgen bei *Physalia*, bedingt durch ihren komplizierteren Bau, die einzelnen Stadien der Genitalanlage nicht so übersichtlich aufeinander, und es war mir nicht möglich, an einem und demselben Exemplar die ganze Reihe zu erhalten. Nachdem aber einmal bei *Rhizophysa* die ganze Entwicklung dargelegt war, gelang es auch leicht, sich in den Bildern von *Physalia* zurechtzufinden.

Das jüngste Stadium, von dem ich Schnitte angefertigt habe, zeigt eine Genitalanlage, die eben den Beginn der Differenzierung der Gesamttraube erkennen läßt. Da die Genitaltraube von *Physalia* nicht gleich der von *Rhizophysa* einen einheitlichen Stamm aufweist, sondern von vornherein in mehrere Äste geteilt ist, die sich dann noch weiterhin dichotom gabeln, so ist dementsprechend gleich von Anbeginn die Gesamtanlage nicht halbkugelig, sondern gelappt. Das histologische Bild dieses Stadiums ist folgendes:

Beide Blätter sind mehrschichtig. Eine Differenzierung in zwei verschiedene Zellarten fällt zunächst im Entoderm wieder sehr deutlich auf. Doch ist sie etwas andrer Art als bei *Rhizophysa*. Es gibt nämlich hier keine einigermaßen zusammenhängende Schicht von interstitiellen Zellen. Vielmehr liegen zerstreut, einzeln oder

zu wenigen zusammen, der Stützlamelle einige abweichend gefärbte Zellen an. Sie sind vorwiegend charakterisiert durch ein dunkleres Protoplasma. Außerdem zeigt der große rundliche Kern ein oder zwei deutliche große runde Nucleoli. Die Chromatinsubstanz ist in feinem Netzwerk verteilt, an der Kernmembran liegt sie in etwas größeren Körnern angehäuft. Die Form der Zellen unterscheidet sich sehr wesentlich von der bei *Rhizophysa.* Wir finden hier nämlich Anzeichen einer aktiven Bewegung, zahlreiche, in eine oder mehrere Spitzen auslaufende amöboide Fortsätze. Diese Bewegung ist gegen die Tiefe des Entoderms hin gerichtet. Meist sitzen die Zellen mit einem breiteren basalen Abschnitt der Stützlamelle auf. Dann folgt eine schmälere Partie, die an einer Stelle durch den Kern blasig aufgetrieben ist, und der entgegengesetzte Pol läuft in unregelmäßig zackige Fortsätze aus. Einzelne Zellen haben sich schon fast völlig von der Stützlamelle getrennt und sind mit dem größten Teil ihres Plasmas in die Tiefe zwischen die Entodermzellen gerückt. Die gewöhnlichen Entodermzellen sind sehr blaß, mit faserigem Plasma, kleineren länglichen Kernen, die ein feinkörniges Chromatinnetz und fast konstant zwei Nucleolen enthalten.

Im Ectoderm liegen nun hier, ebenfalls »interstitiell«, eine größere Zahl von Zellen, die mit den amöboiden Zellen im Entoderm in Färbung und Kernstruktur sehr große Ähnlichkeit haben. Die Annahme, daß hier ein Einwandern ectodermaler Zellen ins Entoderm stattfände, lag noch viel näher als bei *Rhizophysa.* Eine Zeitlang war ich sogar davon überzeugt, denn die Stützlamelle war sehr dünn, und verschiedentlich glaubte ich Zellen auf dem Durchtritt zu erblicken. Infolge der unregelmäßig gelappten Gestalt der ganzen Genitalanlage war es aber nicht möglich, Schnitte zu erhalten, die in ganzer Ausdehnung senkrecht zur Stützlamelle gerichtet waren. Da die scheinbaren Durchtrittsstellen alle im Bereich solcher etwas schräg geschnittener Partien lagen, so bin ich später gegen meine Annahme wieder mißtrauisch geworden, besonders nach den Erfahrungen bei *Rhizophysa,* wo die Keimzellen sich ja noch weiter rückwärts im Entoderm verfolgen ließen. Ich möchte meine Beobachtungen immerhin erwähnen, bin aber der Ansicht, daß auch bei *Physalia* die Keimzellen, denn um diese handelt es sich natürlich wieder, im Entoderm zuerst differenziert werden.

Auf den weiteren Stadien finden wir diese charakteristischen Zellen nun in der Tiefe des Entoderms. Die Entwicklung der Genitalanlagen erfolgt im Prinzip parallel zu der von *Rhizophysa,* nur

eben weniger übersichtlich, da die ganze Anlage von vornherein in mehrere Lappen geteilt ist. Alles Wichtige läßt sich aber auch hier feststellen. Besonders ergibt sich, wie bei *Rhizophysa*, daß die Keimzellen weder in die Anlagen der Genitaltaster (es sind hier zwei vorhanden) noch in die der Meduse einrücken. Meine Präparate zeigen dies mit voller Sicherheit, obwohl das Entoderm hier überall mehrschichtig ist und der Unterschied deshalb nicht so in die Augen springt. Ich wende mich gleich zur Darstellung der Verhältnisse, wie sie sich bei der Entwicklung der Gonophoren ergeben. Zunächst stellen diese eine einfache halbkugelige Vorwölbung dar, wie bei *Rhizophysa*. Beide Blätter, Entoderm wie Ectoderm, sind mehrschichtig. Das Entoderm ist so vollgepfropft mit Keimzellen, daß die Knospe gar kein Lumen aufweist, vielmehr das Entoderm noch zapfenförmig in den Hohlraum des gemeinsamen Stieles der Genitaltraube vorspringt. Auch hier sind schon frühzeitig alle Keimzellen in die Gonophoren eingerückt und der Stiel frei davon.

Die Glockenkernbildung beginnt hier bedeutend früher als bei *Rhizophysa*, schon zur Zeit, wo die Gonophoren noch ganz kleine Säckchen darstellen, und ist viel umfangreicher. Es entsteht dadurch ein typischer, scharf abgesetzter Glockenkern mit deutlicher Glockenhöhle, die von palisadenartig angeordneten, langgestreckt cylindrischen Ectodermzellen umgeben ist. Um diesen Glockenkern sieht man nun die Keimzellen sich sammeln. Von allen Seiten kommen sie aus der Tiefe des Entoderms herauf; ihre Protoplasmafortsätze sind alle gegen die eingestülpte Ectodermpartie gerichtet. Und deutlich kann man verfolgen, wie sie in den Glockenkern eindringen. Die Zellen werden dabei stark komprimiert, das Plasma fädig ausgezogen, der Kern färbt sich infolge Verdichtung seines Chromatinnetzes intensiver. Das Endresultat ist dasselbe wie bei *Rhizophysa*. Alle Keimzellen werden in dem Glockenkern aufgenommen. Ihre Anordnung dort ist sehr charakteristisch und aus der Art ihres Eindringens leicht verständlich. Die ursprünglichen ectodermalen Glockenkernzellen sind von den Keimzellen auseinandergedrängt worden. Sie bilden jetzt ein Balkenwerk, das sich am besten einem System von T-Trägern vergleichen ließe. Die Kerne liegen meist als epithelialer Überzug außen dem Keimlager auf, doch finden sich auch eine Anzahl an der inneren Stützlamelle, die die Abgrenzung gegen das Entoderm des Manubriums bildet. Das Plasma bildet an beiden Grenzflächen eine dünne Schicht, und zwar

ist jede Zelle an beiden Oberflächen beteiligt. Zwischen ihnen ist der Zellleib zu einem dünnen Verbindungsstrang ausgezogen. In den Zwischenräumen des so gebildeten Gerüstwerkes liegen die Keimzellen in mehrfachen Lagen, meist zu dreien übereinander.

Auch hier muß der Einwanderungsprozeß sehr schnell verlaufen, denn obwohl ich zahlreiche Gonophoren dieses Stadiums geschnitten habe, ist es mir doch selten gelungen, Keimzellen während der Einwanderung anzutreffen. Sie beginnt anscheinend in den mittleren Partien des Glockenkerns und erfolgt später mehr in der Randzone, je weiter der Glockenkern sich kappenförmig ausdehnt und das Entoderm von dem äußeren Ectoderm abtrennt. Das Manubrium entsteht auch hier durch Vordringen des Ectoderms gegen die Basis des Gonophors, nicht durch Einstülpung der Glockenhöhle von seiten des Entoderms. Das Bild nach vollendeter Einwanderung gleicht in den Grundzügen völlig dem von *Rhizophysa*. Nur sind hier die medusoiden Schichten bedeutend besser ausgebildet, entsprechend der umfangreicheren Glockenkerneinstülpung. Subumbrellares Ectoderm und Entodermlamelle sind noch lange als deutliche zusammenhängende Schichten nachweisbar. Doch hat auch *Physalia* nur zwei Radiärkanäle, von Anbeginn, wie aus allen Querschnitten hervorgeht. Merkwürdigerweise erhalten sich diese fast bis zum Ende der Entwicklung mit weitem Lumen und gut ausgebildetem Zellbelag. Zu erwähnen wäre ferner noch, daß das Entoderm des Manubriums hier vielschichtig ist; man sieht in ihm, unmittelbar nach Abschluß der Keimzellenwanderung, zahlreiche Hohlräume, die Lücken, welche die Keimzellen bei ihrer Auswanderung gelassen haben.

Auch bei *Physalia* läßt sich also der klare Nachweis erbringen, daß die vom Beginn der Entwicklung der Genitaltrauben an deutlich differenzierten Keimzellen nur in das Ectoderm des Manubriums der sogenannten männlichen Gonophoren einrücken. Auch hier bleiben sie der bisher als weibliches Gonophor bezeichneten Meduse völlig fern.

Wie vollzieht sich nun die weitere Entwicklung der Keimzellen, von diesem Stadium, wo wir sie, histologisch noch völlig indifferent, im Ectoderm des Manubriums liegen sehen? Das erste Exemplar eines herangewachsenen Gonophors, das ich schnitt und das mich erst auf die ganze Frage aufmerksam gemacht hatte, zeigte eine einfache Lage noch ganz unreifer Keimzellen. Dies Gonophor übertraf alle andern mir vorliegenden Exemplare bei weitem an Größe, stellte also ein sehr spätes Stadium dar. Ich wußte damals noch

nichts von der Entwicklung der Keimzellen, die wir soeben verfolgt haben, glaubte vielmehr noch an die alte Theorie der weiblichen Meduse. Dadurch wurde ich zunächst auf einen Irrweg geleitet. Entsprechend der späten Entwicklung der Eizellen müßten, glaubte ich, auch die männlichen Keimzellen noch lange auf einem indifferenten Stadium erhalten bleiben. Ich nahm an, daß zu diesem Zweck ein Verschmelzungsprozeß unter den Keimzellen Platz greife, dessen Resultat dies letzte älteste, mir vorliegende Stadium sei. Zunächst schien sich diese Vermutung zu bestätigen. Ich fand Zwischenstadien, in denen eine mehrfache Lage von Keimzellen vorhanden war, mit reduziertem Plasma, anscheinend in der Spermabildung begriffen. Es zeigte sich aber, daß eine große Zahl von ihnen als Nährzellen wieder eingeschmolzen wurde und ich glaubte damit meine Annahme bestätigt zu finden. Im weiteren Verlauf kam ich aber an Exemplare, die von vornherein ein einschichtiges Keimepithel zeigten, bei denen eine Reduktion also gar nicht nötig war. Dies verschaffte mir schließlich die Lösung des Rätsels. Die sogenannten männlichen Gonophoren der Rhizophysalien enthalten in Wahrheit beide Arten von Geschlechtszellen. Und zwar sind die Kolonien geschlechtlich differenziert; alle Trauben eines Exemplars sind entweder nur männlich oder nur weiblich. Zuerst hatte ich Trauben von einem Weibchen geschnitten, dann zufällig lauter jüngere Männchen und erst zuletzt auch junge Weibchen gefunden.

Verfolgen wir nun zur genaueren Darlegung dieser Verhältnisse die Entwicklung zunächst einer weiblichen Genitalanlage, als der einfacheren. Da *Rhizophysa* und *Physalia* sich hier in allen wesentlichen Punkten gleich verhalten, so kann ich sie gemeinsam behandeln. Nur muß ich vorausschicken, daß die ältesten Stadien nur von *Physalia* stammen, da mir von *Rhizophysa* keine ganz großen Exemplare zur Verfügung standen. Die gleichmäßige Entwicklung in den früheren Stadien berechtigt aber wohl zu dem Schlusse, daß auch der weitere Verlauf im wesentlichen der gleiche sein wird.

Wir hatten die Entwicklung verfolgt bis zu dem Stadium, in dem ein kappenförmiger Glockenkern gebildet war, der in sein das Manubrium überziehendes Blatt alle Keimzellen aufgenommen hatte. Nun erfolgt eine schnelle Größenzunahme der ganzen Genitaltraube und damit auch der Gonophoren. Sie strecken sich stark in die Länge. Dabei wird die Keimanlage passiv zu einer dünnen Schicht ausgezogen. Denn die Keimzellen hören von jetzt an fast vollkommen auf sich zu vermehren, nur ganz spärlich sieht man auf einzelnen

Schnitten eine Mitose. Endlich geht die Streckung so weit, daß wir statt einer kontinuierlichen Schicht von Geschlechtszellen wieder einzelne Gruppen von wechselnder Anzahl, im Schnitt nebeneinander meist vier bis sechs, höchstens etwa zwölf erhalten. Sie liegen in Fächern, die durch die oben geschilderten T-förmigen Ectodermzellen des ursprünglichen Glockenkerns gebildet werden. Histologisch ist auch auf diesem Stadium von Reifungserscheinungen nichts zu bemerken. Die Eier gleichen noch fast völlig den Zellen, die zuerst in den Glockenkern einwanderten. In Fig. 25 finden sich einige dargestellt. Das Protoplasma der ziemlich großen, durch gegenseitigen Druck abgeplatteten unregelmäßigen Zellen ist dunkel und stark granuliert. Der Kern ist groß, bläschenförmig. Sein Chromatin ist in feinen Körnern verteilt an einem Gerüstwerk, das schleifenartig den Kern durchzieht. An der Membran liegt die chromatische Substanz in etwas größeren Körnern zusammen, in ziemlich regelmäßigen Abständen, wodurch die Kernmembran ein punktiertes Aussehen erhält. Die Kerne enthalten ein oder zwei Nucleoli, eine Regel ließ sich dafür nicht finden. Die Nucleolen sind sehr dunkel, gleichmäßig gefärbt und rundlich. Abgesehen von dem vielleicht etwas reichlicheren Plasma kennzeichnet noch nichts diese Zellen als zukünftige Eizellen.

Die medusoiden Schichten sind bei dieser Vergrößerung der ganzen Anlage natürlich auch sehr verdünnt worden. Immerhin läßt sich an günstigen Stellen noch die typische Reihenfolge ecto- und entodermaler Zelllagen nachweisen. Die auffälligsten Veränderungen haben die entodermalen Zellen des Manubriums durchgemacht. Aus der ursprünglichen mehrschichtigen Lage länglicher, plasmareicher, wenig scharf abgegrenzter, einkerniger Zellen wird schließlich eine einfache Schicht mehrkerniger Riesenzellen. Der Leib dieser Zellen ist außerordentlich stark vacuolisiert, das Plasma eigentlich nur als Scheidewände dieser großen Hohlräume erhalten. Die Kerne liegen dicht gedrängt in der Mitte der Zelle. Manchmal kann man deutlich vier, fünf und noch mehr voneinander abgrenzen, n andern Fällen erscheinen sie verschmolzen. Sie sind dicht erfüllt von feinen dunklen Granulationen. Die Nucleoli unterliegen einem Auflösungsprozeß. Manchmal sieht man noch die ursprünglichen zwei als rundliche, gleichmäßig gefärbte Gebilde erhalten. Häufiger findet man statt dessen eine größere Anzahl zackiger unregelmäßiger, schwarzer Brocken, die immer mehr an Größe abnehmen und endlich ganz aufgelöst werden. Diese Riesenzellen sind durch deut-

liche Zwischenräume scharf voneinander abgesetzt. Sie sind von sehr hochcylindrischer Form und begrenzen in einfacher Schicht das sehr weite Lumen des Gonophors. Riesenzellen sind bei Siphonophoren durchaus keine seltene Erscheinung im Entoderm; das schönste Beispiel sind die Saftbehälter von Calycophoriden, doch hat CHUN auch solche Zellen aus dem Entoderm von Tastern und Freßpolypen bei *Physalia* beschrieben. Dort ist ihre Bildung sicher durch Amitose hervorgerufen. Im vorliegenden Falle ist ihr Habitus abweichend und legt den Gedanken nahe, daß diese Zellen durch Verschmelzung entstanden seien. Leider ermöglichte die Art der Konservierung nicht, einen exakten Beweis für diesen eigenartigen und theoretisch nicht besonders wahrscheinlichen Vorgang zu führen.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei der Entwicklung der männlichen Anlagen. Die Streckung der Gonophoren führt hier nicht dazu, die Keimzellen in eine einfache Schicht auszuziehen, denn von vornherein findet im Spermarium eine lebhafte Zellteilung statt. Es entsteht auf diese Weise eine vielschichtige Lage von dicht gedrängten Keimzellen. Ihr Plasma wird durch die schnell folgenden Teilungen stark reduziert, auch die Kerne selbst nehmen allmählich an Größe ab. Zunächst nur unbedeutend, erst auf einem ganz weit entwickelten Stadium, das einer isolierten Genitaltraube entstammt, die Professor CHUN eben ihrer auffallenden Größe wegen besonders aufgehoben hatte, wird sie stärker bemerkbar. Scheinbar gleicht also diese Entwicklung völlig der, wie sie in den Hodenanlagen der Hydroiden und Siphonophoren sonst zu verlaufen pflegt und wie sie von THALLWITZ eingehender geschildert worden ist. Bei genauerer Beobachtung zeigen sich aber einige bedeutungsvolle Unterschiede. Bei den gewöhnlichen Spermarien findet sich stets das Bild, daß die Zellen von dem Centrum nach der Peripherie des Hoden an Größe abnehmen, d. h. daß die Zellteilung von außen nach innen fortschreitet und die am weitesten entwickelten Zellen an der Peripherie liegen. Hier ist davon nichts zu bemerken. Im Gegenteil, die kleineren, dunkler gefärbten, zugleich protoplasmaärmeren Zellen angehörigen Kerne liegen im Centrum, an der Peripherie größere, hellere, protoplasmareichere. Im Zusammenhang mit dieser Erscheinung steht vielleicht ein Vorgang, der besonders auf den mittleren Entwicklungsstadien deutlich zu verfolgen ist. Dort treten nämlich zwischen den gewöhnlich polyedrischen Zellen mit ihren runden Kernen andre auf, die in Zerfall begriffen scheinen. Sie sind stark komprimiert, langgestreckt, ihr Plasma ist dunkel-

schwarz gefärbt. An ihren Kernen kann man alle Übergangsstadien verfolgen, von solchen, die noch fast normal rund und hell erscheinen, bis zu amorphen schwarzen Chromatinbrocken. Offenbar werden sie von den andern Zellen als Nährmaterial aufgebraucht. Sie treten vorwiegend in den mittleren und Randpartien auf, und damit mag in Zusammenhang stehen, daß die überlebenden Zellen dort wieder größer und plasmareicher sind als im Centrum.

Von Reifungserscheinungen ist auch an den männlichen Keimzellen nichts zu bemerken, bis auf das letzte, durch einen großen Abstand getrennte Stadium. Ich habe eine Reihe von Abbildungen gegeben, die das verschiedene Verhalten der chromatischen Substanz und die Größenunterschiede der Kerne demonstrieren sollen. Die zu Anfang hellen Kerne mit ihrem fein verteilten Chromatin verdunkeln sich allmählich, was wohl auf einem Verdichtungsprozeß beruhen mag. Die Chromatinbrocken werden größer, auf einigen Stadien sieht man die Nucleolen, deren auch hier meist ein bis zwei vorhanden sind, eckige Formen annehmen, sich in Fortsätze ausziehen, dort, wo die Fäden des Kerngerüstes an sie herantreten. Allmählich scheinen sie aufgelöst zu werden; man findet öfter eine größere Anzahl kleiner dunkler Stückchen, die von ihrem Zerfall herstammen.

Das letzte Stadium zeigt eine eigentümliche Erscheinung. Das Chromatin hat sich halbmondförmig an einer Seite der Kernmembran angelagert. Dort bildet es einen dichten schwarzen Klumpen, außerhalb desselben finden sich nur einzelne Chromatinbrocken. Die Anlagerung erfolgt stets an der dem Centrum des Gonophors zugekehrten Membranseite und die Verdichtung ist am stärksten in den inneren Partien. Es läge nahe, hier an ein Synapsisstadium zu denken, ich möchte aber auf diesen einen Befund hin mich nicht mit Bestimmtheit dafür aussprechen. Durch das konzentrische Eindringen der Konservierungsflüssigkeit könnte dies Bild auch künstlich entstanden sein. In diesem Verdacht bestärkt mich der Eindruck, den die peripheren Kerne machen. Sie erscheinen sonst gegen die früheren Stadien in der Verteilung ihres Chromatins unverändert, nur haben sie an der einen Seite der Kernmembran eine schmale Sichel von tiefschwarzer Färbung. Überhaupt möchte ich auf diese feineren histologischen Befunde nicht allzuviel Wert legen. Die Konservierung der meisten Exemplare läßt sie für solche Untersuchungen nicht geeignet erscheinen. Die Kernteilungsfiguren sind allerdings häufig gut erhalten. Ich habe alle Stadien verfolgen

können. Zuerst das Auftreten eines langen schmalen Fadens, zusammengesetzt aus einer einfachen Reihe von Chromatinkörnchen. Dann zerschnürt sich dieser Faden in einzelne Teile, die sich verkürzen und verdicken. Später tritt eine Verdoppelung der Körnchenreihe ein mit zunehmender Verkürzung der Chromosomen. Stellen sie sich in die Spindel ein, so sind sie zu ganz kurzen dicken Stäbchen geworden, an denen eine Struktur nicht mehr deutlich zu erkennen war. Ihre Zahl dürfte etwa 30 betragen. Es kamen nur Längsteilungen zur Beobachtung.

Wert lege ich an dieser Stelle nur auf den Umstand, daß ich niemals, auch im ältesten Stadium nicht, reife Spermatozoen gefunden habe. Ja, wenn man von dem zweifelhaften Synapsisfalle absieht, findet sich auch noch keine Andeutung einer beginnenden Reifung. Auch die plötzliche Größenabnahme, wie sie beim Zerfall der Spermatogonien in die Spermatiden einzutreten pflegt, war hier nicht nachzuweisen. Selbst die ältesten Hodenanlagen von *Physalia* sind demnach von der Reife noch weit entfernt.

Bezüglich der Ausbildung des ganzen Gonophors gilt dasselbe, was ich schon bei Besprechung der weiblichen Anlagen gesagt habe. Die medusoiden Schichten werden stark ausgezogen, bei dem ältesten Stadium sind sie völlig verwischt. Die eigenartige Riesenzellenbildung im Entoderm des Manubriums tritt auch hier ein. In dem größten Gonophor kommt eine solche Zelle an Länge fast genau der Dicke des ganzen Spermariums gleich, erreicht also kolossale Dimensionen. Hier ist das Plasma zwischen den einzelnen Vacuolen in den basalen Teilen fast ganz verschwunden, die Kerne sind zu unregelmäßigen amorphen Klumpen reduziert. Es erweckt den Anschein, als ob die ganzen Zellen aufgebraucht würden.

Fassen wir die Resultate unsrer bisherigen Untersuchung der Genitalanlagen zusammen, so ergeben sich als besonders bemerkenswert folgende Punkte:

1) Die bisher sogenannte weibliche Meduse hat mit der Entwicklung der Geschlechtszellen überhaupt nichts zu tun.

2) Männliche und weibliche Keimzellen entwickeln sich in den »männlichen Gonophoren« der früheren Beobachter, und zwar getrennt an verschiedenen Exemplaren.

3) Diese Keimzellen sind selbst auf dem ältesten beobachteten Stadium noch weit von der Reifung entfernt.

4) Im männlichen Geschlecht wird die Reifung dadurch

aufgehalten, daß ein Teil der Keimzellen als Nährzellen wieder eingeschmolzen wird.

Sofort drängen sich uns nun neue Fragen auf. Einmal: Wo und wann erfolgt die definitive Reifung der Keimzellen, wenn es nicht am Stamme der Kolonie geschieht? Und zweitens: Wenn die Meduse nicht bestimmt ist, die Eier zur Reife zu bringen, was für eine Funktion hat sie dann?

Zu meinem Bedauern muß ich gestehen, daß ich auf keine dieser beiden Fragen einstweilen eine sichere Antwort zu geben weiß. Immerhin lassen sich einige Anhaltspunkte zu ihrer Beurteilung gewinnen.

Auf die erste Frage ist eine Antwort sehr naheliegend. Einmal: Da wir reife Keimzellen weder im Zusammenhang mit der Kolonie, noch abgelöst an der Meeresoberfläche schwimmend finden, so ist es wahrscheinlich, daß sie ihre Entwicklung in der Tiefsee durchmachen. Wir haben für dies Verhalten ein Analogon in dem Entwicklungscyclus von *Velella*, wie er durch die Untersuchungen Woltereck's jetzt definitiv klargelegt ist. Dort lösen sich die Geschlechtsindividuen in unreifem Zustande von der Kolonie los. Wie ich an solchen freien Chrysomitren aus Neapel feststellen konnte, vermag man die unreifen Keimzellen schon zu dieser Zeit in der Tiefe des ectodermalen Überzugs des Manubriums nachzuweisen, sogar schon eine Differenzierung in männliche und weibliche Individuen. Die Weibchen bilden nämlich in ihren Entodermzellen schon einen roten Farbstoff, der später das reife Ei erfüllt. Diese unreifen Medusen sinken langsam in die Tiefsee hinab und bringen unterwegs ihre Keimzellen zur Entwicklung. Das beweisen deutlich Medusen mit stark entwickelten Geschlechtsanlagen, die aus Tiefen von etwa 1000 m erbeutet sind. In der Tiefsee erfolgt dann die Befruchtung. Die sich entwickelnde Larve scheidet in ihrem Entoderm Öltropfen ab und steigt durch diese Herabsetzung ihres spezifischen Gewichts passiv wieder an die Oberfläche empor.

Ganz ähnlich müssen die Verhältnisse nun auch bei den Rhizophysalien liegen. Wir kennen die Geschlechtsanlagen nur in unreifem Zustande. Anderseits sind uns die ersten Entwicklungsstadien ganz unbekannt. Die jüngste Larve ist schon hoch differenziert, hat eine große Pneumatophore, einen primären Freßpolypen und einen Fangfaden ausgebildet, sie befindet sich in denselben Stadien, wie die junge Rataria von *Velella*, wenn sie an der Meeresoberfläche auftaucht. Der Schluß, daß die fehlenden Zwischen-

stadien ihre Entwicklung in der Tiefsee durchmachen, ist außerordentlich naheliegend. Daß sie noch nicht gefunden sind, liegt jedenfalls daran, daß wir es hier mit Formen der offenen Ozeane zu tun haben, deren Gebiet nur selten mit dem Tiefennetze durchforscht worden ist. Und so zahllos die Individuen auch sind, aus denen die großen Physalienschwärme bestehen, so kann es uns doch nicht verwundern, daß wir bei den vereinzelten Stichproben noch keine ihrer Larven aus der Tiefsee emporgeholt haben.

Wir müssen uns jetzt nur vorstellen, daß nicht, wie bisher angenommen, die Meduse allein sich vom Stamme ablöst. Die ganze Genitaltraube muß in toto abfallen oder, was wahrscheinlicher ist, sie löst sich in ihre einzelnen Zweige auf, die getrennt in die Tiefe hinabsinken. Diese Vermutung wird gestützt durch die Tatsache, daß sowohl am Übergang des gemeinsamen Stiels der Genitaltraube in den Stamm, als auch der Seitenzweige in den Stiel sich Einschnürungen finden, die eine Ablösung an dieser Stelle begünstigen würden.

Vom Gesichtspunkt dieser Hypothese aus versuchte ich nun, mir eine Vorstellung über die Bedeutung der einzelnen Teile dieser merkwürdigen Genitalorgane zu bilden, besonders über die Funktion der rätselhaften Meduse, aber ohne Erfolg. Am konservierten Material lassen sich solche Fragen schlecht beantworten und meine Hoffnung, zu Ostern in Neapel vielleicht ein lebendes Exemplar von *Rhizophysa* in die Hände zu bekommen, schlug fehl, da in der ersten Zeit meines Aufenthaltes das Wetter ungünstig war und nachher die Aschenregen der Vesuveruption alle pelagischen Organismen vernichteten oder vertrieben.

Zweifellos stellt die Meduse ein hochdifferenziertes Organ dar. Ihre sämtlichen Schichten sind wohl ausgebildet, vier weite Radiärkanäle und ein Ringkanal vorhanden. Auffallend an ihr ist zunächst der Mangel eines Manubriums. Nur eine ganz schwache Vorwölbung in der Mitte des Bodens der Glockenhöhle zeigt auch bei den ältesten Exemplaren den Ort an, wo sich das Manubrium zu entwickeln pflegt. Auf Schnitten tritt außerdem die merkwürdige Gestaltung des subumbrellaren Ectoderms hervor. Unterhalb des Velums, das in der gewohnten Weise aus zwei flachen Ectodermlagen besteht, die getrennt sind durch eine Stützlamelle mit starker Ringmuskulatur, nimmt das Ectoderm plötzlich bedeutend an Höhe zu. Seine Zellen sind stark vacuolisiert, das Plasma zu dünnen Fäden ausgezogen, nur gegen das Lumen zu reichlicher angehäuft,

die ganzen Zellen langgestreckt, mit unregelmäßigen Zacken gegen die Glockenhöhle vorspringend. Die kleinen, länglichen, dunkel gefärbten Kerne liegen im basalen Abschnitt der Zelle, der in becherartige Vertiefungen der Stützlamelle eingelassen ist. Am Totalpräparat und besser noch an einem Längsschnitt sieht man auf späteren Stadien die Stützlamelle in einer Reihe von übereinanderliegenden Ringfalten gegen das Lumen vorspringen und das Ectoderm entsprechend vor sich herwölben, eine Folge der Kontraktion der Längsmuskulatur des exumbrellaren Ectoderms. Das Ectoderm der Subumbrella enthält wie gewöhnlich starke circulär verlaufende Muskelfibrillen. Außerdem liegen an der Basis der Zellen noch merkwürdige eckige Körner, die sich mit Orange G intensiv gelbrot färben. Sie treten erst in späteren Stadien auf und nehmen allmählich an Menge und Größe zu.

Bei der isolierten Genitaltraube einer Tiefseeform, die von der Chierchiaexpedition aus 1000 Meter Tiefe an der Lotleine emporgezogen worden ist, finden sich außerdem in der Subumbrella noch große Drüsenzellen (Fig. 32). Sie sind rundlich von Gestalt und haben einen kleinen, dunklen, wandständigen Kern, der von einem schmalen Plasmahof umgeben ist. Der übrige Teil der Zelle wird von einem sich mit Orange G stark färbenden Secret ausgefüllt, in dem eine Reihe von farblosen Vacuolen sich finden. Dies Secret hat offenbar stark klebrige Beschaffenheit, denn an einzelnen Stellen, wo es aus der Zelle in das Lumen der Glockenhöhle vorgetreten war, waren Detrituskörnchen daran festgeklebt. Ähnliche Drüsenzellen fanden sich bei dieser Form auch im exumbrellaren Ectoderm bis in den Stiel hinein zerstreut. Bei *Rhizophysa* und *Physalia* fanden sich im äußeren Ectoderm ebenfalls Drüsen, aber nur in den Jugendstadien. Sie glichen denen der Genitaltaster und werden später noch näher beschrieben werden.

Diese Tiefenform zeigt außerdem noch sehr deutlich einen am Stiel längsverlaufenden Muskelstrang. Er liegt stets an der proximalen, also dem Genitaltaster abgewandten Seite des Stieles und markiert scharf die auch in der seitlich etwas abgeplatteten Form des Schirmteils bei allen Rhizophysalien ausgesprochene bilaterale Symmetrie. Dieser Muskel erstreckt sich von der Stielbasis bis etwa zur halben Höhe der Exumbrella, wo er in die ringsum gleichmäßig ausgebildete gewöhnliche Längsmuskulatur des Ectoderms verläuft. Er liegt distal der Medusenwand dicht an, proximal hebt er sich immer mehr ab. Die dadurch gebildete Falte wird getragen

von einer Verbreiterung der Stützlamelle. Merkwürdig ist, daß trotz dieses Muskels, dessen Kontraktion eigentlich den Schirmteil der Meduse proximal umklappen müßte, im Gegenteil sich die Glocke bei allen Seitenzweigen dem Genitaltaster zuneigt. Vielleicht hängt dies mit der eigenartigen Gestaltung des Stieles zusammen. Sein Entodermkanal ist stark aufgetrieben, hauptsächlich am proximalen Ende, so daß dort eine kolbenartige Anschwellung zustande kommt. Nahe seiner Einmündung in den Stamm der Genitaltraube erscheint er hakenartig gegen den Genitaltaster hin aufgebogen. Dort springt nämlich die Stützlamelle klappenartig vor und verengt das Lumen bis auf eine kleine exzentrisch gegen den Genitaltaster hin verschobene Öffnung. Das Entoderm, das unter dem Muskelstiel liegt, besteht aus einer Schicht niedriger kubischer Zellen, im übrigen Stielkanal wird es von hohen, unregelmäßig gegen das Lumen vorspringenden Cylinderzellen gebildet. Zwischen ihnen, dem Lumen zugekehrt, finden sich zahlreiche becherförmige Drüsenzellen mit großen dunkel gefärbten Kernen. Das Ectoderm des Muskelstiels ist einschichtig, niedrig, das des übrigen Stieles hoch und mit Drüsenzellen durchsetzt.

Den Oberflächenformen von *Rhizophysa* fehlt dieser Muskel im Medusenstiel vollkommen, ebenso die Differenzierung im Ecto- und Entoderm. Dagegen fand ich zu meiner großen Überraschung ganz ähnliche Bilder bei Durchschnitten durch den Stiel der Genitalmeduse von *Physalia*. Schon äußerlich tritt der Muskel an kontrahierten Exemplaren stark hervor und ist auf Quer- und Längsschnitten deutlich sichtbar. Er liegt wieder stets auf der proximalen Seite der Meduse. Auch hier wird er getragen von einer verdickten Partie der Stützlamelle, die freilich keine derartig vorspringende Falte an der Stielbasis bildet, wie bei der Tiefsee-*Rhizophysa*. Denn der Entodermkanal des Stieles ist nicht kolbig aufgetrieben und umgebogen. Seine Zellen sind aber in der gleichen Weise differenziert in ein flaches Epithel im Bereich des Muskels, ein hohes in den übrigen Teilen, das abweichend gebaute Drüsenzellen enthält. Das Ectoderm zeigt dieselben Verhältnisse nur ohne Drüsenzellen. Dem Medusenstiel fehlt beim Übergang in den Stamm eine besondere Klappenvorrichtung, dafür ist sein Lumen durch eine ringförmig vorspringende Falte allseitig verengt. Dagegen findet sich hier umgekehrt eine ins Lumen vorspringende Klappe im Entodermkanal an der Grenze von Stiel und Schirmteil der Meduse. Sie wird gebildet von einem an der Basis verdickten, keilförmig ins Innere

des Stielkanals hineinragenden Vorsprung der Stützlamelle, der mit hohen cylindrischen Entodermzellen besetzt ist. Diese Einrichtung fehlt bei allen Arten von *Rhizophysa*, auch der Tiefenform.

Über die Bedeutung dieses komplizierten Gebildes ins klare zu kommen ist mir bisher nicht gelungen. Man müßte es lebend beobachten, um seine Funktion zu verstehen. In dieser Richtung liegt bisher nur eine Notiz von SEITARO GOTO vor, dem gegenüber BROOKS mündlich geäußert habe, daß die Medusen im Leben pumpende Bewegungen ausführten. Viel läßt sich damit nicht anfangen. Der Gedanke, daß diese Meduse eine Schwimmfunktion habe, liegt sowieso am nächsten. Und zwar würde sie diese Aufgabe hauptsächlich dann zu erfüllen haben, wenn die Genitaltraube sich vom Stamm abgelöst hat. Denn gegenüber dem Gesamtorganismus einer *Physalia* sind die kleinen Medusen viel zu schwach, um eine Bewegung hervorrufen zu können. Hier könnten ihre Pumpbewegungen höchstens für einen Wasserwechsel innerhalb der dicht gedrängten Anhänge der Kolonie sorgen, was für die Atmung vielleicht in Betracht käme.

Wahrscheinlich wird nach dem Loslösen vom Stamme die Genitaltraube in ihre einzelnen Seitenzweige zerfallen. Außer dem rein logischen Grunde der Zweckmäßigkeit für die Verteilung der Geschlechtszellen und die leichtere Ortsbewegung spricht dafür der Umstand, daß sich an der Wurzel der Seitenzweige, am deutlichsten bei der Tiefseeform, eine Anzahl von ringförmigen Einschnürungen finden, die eine Trennung an dieser Stelle erleichtern würden. An diesen isolierten Zweigen könnte nun die Meduse als Locomotionsorgan funktionieren; denn sie besitzt eine weite Schwimmhöhle mit kräftiger Muskulatur und gut ausgebildetem Velum. Nicht recht dazu passen will das hohe Ectoderm der Subumbrella, immerhin könnte man annehmen, daß es mit rascher Streckung der ganzen Anlage durch starke Gallertbildung, wie es bei Siphonophoren häufig vorkommt, zu einem platten Zellbelag ausgezogen würde. Allein die Meduse steht zur Vorwärtsbewegung des ganzen Zweiges in der denkbar unglücklichsten Stellung. Um kräftig wirken zu können, müßte sie am Ende des ganzen Komplexes stehen und so, daß ihre Wirkung in die Richtung seiner Längsachse fiele. Tatsächlich steht sie aber annähernd in der Mitte des Zweiges und quer oder mindestens schräg zu seiner Längsachse. Der Rückstoß beim Arbeiten der Schwimmglocke würde also den ganzen Zweig quergestellt, d. h. gegen den größtmöglichen Widerstand vorwärts treiben. Da der Stielmuskel der Meduse an ihrer vom Genitaltaster abgewendeten

Seite sitzt, so würde seine Contraction den Effekt nur verschlechtern, bis die Schwimmglocke ganz quergestellt wäre und selbst wenn er sie noch über diesen rechten Winkel hinaus völlig umklappen und an den Stamm heranziehen könnte, wäre damit nichts gewonnen. An kontrahierten Exemplaren von *Physalia* sieht man aber, daß der Effekt dieser Kontraktion eine schraubenförmige Zusammenkrümmung des ganzen Stieles ist, ohne Umbiegung nach abwärts. Er legt sich dabei in tiefe Falten, wie Querschnitte zeigen. Denn auch in den übrigen Stielteilen verlaufen ectodermale Längsmuskeln und bei ihrer allgemeinen Kontraktion wird die gallertige Stützlamelle an den Stellen des geringsten Widerstandes unregelmäßig vorgebuchtet (Fig. 29).

Ferner kam mir der Gedanke, es möchte dieser Muskelstiel mit dem Klappenapparat in Verbindung stehen, der bei *Physalia* an der Grenze zwischen Stiel und Schirmteil angebracht ist. Da diese Klappe stets gerade unter dem Muskel sitzt, so könnte man daran denken, daß sie bei einer Kontraktion dieser Seite einen Abschluß der Gastrovascularhöhle des Schirmes gegen den Stielkanal herstellte. Allein der Sinn einer solchen Einrichtung ist mir unklar. Daß dem Stielkanal eine besondere Bedeutung zukommt, spricht sich in der Differenzierung seiner Zellen aus, ebenso wie in seiner scharfen Absetzung von dem gemeinsamen Stamme. Sollten die Drüsenzellen darin vielleicht Gas bilden und das Ganze als hydrostatischer Apparat funktionieren, so hätte ein Abschluß dieser Teile hier Sinn. Einmal wäre aber nicht einzusehen, warum das Gas nicht auch in den Schirmteil eindringen dürfte, dessen Entoderm ja allseitig geschlossen ist und der doch beim Schweben die höchste Stelle einnehmen müßte. Außerdem läßt die Konstruktion der Klappe einen gasdichten Abschluß sicher nicht zu. Endlich fehlt der ganze Klappenapparat gerade bei der Form, die ihren Stielkanal scheinbar am höchsten differenziert hat, der Tiefsee-*Rhizophysa*.

Unerklärt ist auch noch das Auftreten jener eckigen Körner im Ectoderm der Subumbrella. Sie ließen sich vielleicht als Nahrungsreserven deuten. Denn wenn die Genitaltraube sich vom Stamm abgelöst hat, so fehlt ihr jede Möglichkeit der Ernährung, da die ganze Gruppe weder Freßpolypen noch Fangfäden enthält. Da anscheinend bis zur Reife der Geschlechtszellen noch eine längere Zeit vergehen muß, so wäre es nützlich, während des Lebens an der Oberfläche irgendwo Nährmaterial aufzuspeichern. Damit würde sich die Tatsache gut in Einklang bringen lassen, daß diese Körner

erst an älteren Medusen auftreten und bis zuletzt an Größe und Zahl zunehmen. Eine ähnliche Einrichtung sehen wir an den Chrysomitren, die Algenzellen als Nahrungsquelle mit in die Tiefe nehmen.

Vielleicht hat aber diese ganze Meduse ihre Funktion schon während ihres Lebens an der Oberfläche zu erfüllen. Wozu sonst die auffallend frühe und schnelle Entwicklung, wenn sie erst ganz am Ende gebraucht wird?

Leider vermag ich einstweilen alle diese Fragen nur zur Diskussion zu stellen und muß ihre Beantwortung der Zukunft überlassen. Möglicherweise gelingt es, durch Beobachtung lebender Exemplare von diesen Gesichtspunkten aus Klarheit zu schaffen, vielleicht läßt uns aber auch erst ein glücklicher Tiefenfang des Rätsels Lösung finden.

Mit ein paar Worten wenigstens möchte ich noch auf den Bau der übrigen Anhänge der Genitaltraube eingehen.

Der Genitaltaster stellt ein langes spindelförmiges Gebilde dar, dem eine ectodermale Längs- und entodermale Ringmuskulatur große Contractilität verleiht. Dicht oberhalb seines Ursprunges aus dem Stamme ist er bei *Physalia* durch eine tiefe Ringfalte eingeschnürt. Sie bezeichnet dort zugleich die Grenze eines Stielabschnittes gegen das Mittelstück, das mit entodermalen Zotten ausgestattet ist. Diese Zotten entsprechen denen, die sich im Magenabschnitt der Freßpolypen finden. Sie bestehen aus einem halbkugeligen oder zapfenförmigen Vorsprung der zusammengesetzt ist aus großen dunkelkernigen Zellen, die intra vitam intensiv gefärbte, mit Osmium geschwärzte, also wohl fetthaltige Einschlüsse zeigen. Sie erfüllen den weitaus größten Teil des Genitaltasters und sind unregelmäßig an der Wand verteilt. Gegen die Spitze zu, in dem Abschnitte, der der Proboscis der Freßpolypen entspricht, fehlen sie, dafür tritt dort das Entoderm zu vier Längsleisten hoher Cylinderzellen zusammen.

Der Genitaltaster der oberflächlichen *Rhizophysa*-Formen entbehrt dieser Zotten vollständig, sein Entoderm ist überall gleichmäßig einschichtig. Einen Übergang stellt die Tiefenform dar, bei der sich an der Basis dicht über dem Stielabschnitt sechs Zotten entwickelt finden.

Das Ectoderm enthält bei allen Formen zahlreiche Nesselzellen. In den Jugendstadien, wenn sich die Genitaltaster eben zu differenzieren beginnen, findet sich eine geringe Anzahl von sehr großen

Nesselkapseln, die manchmal auch im Ectoderm der Meduse und der Gonophoren auftreten.

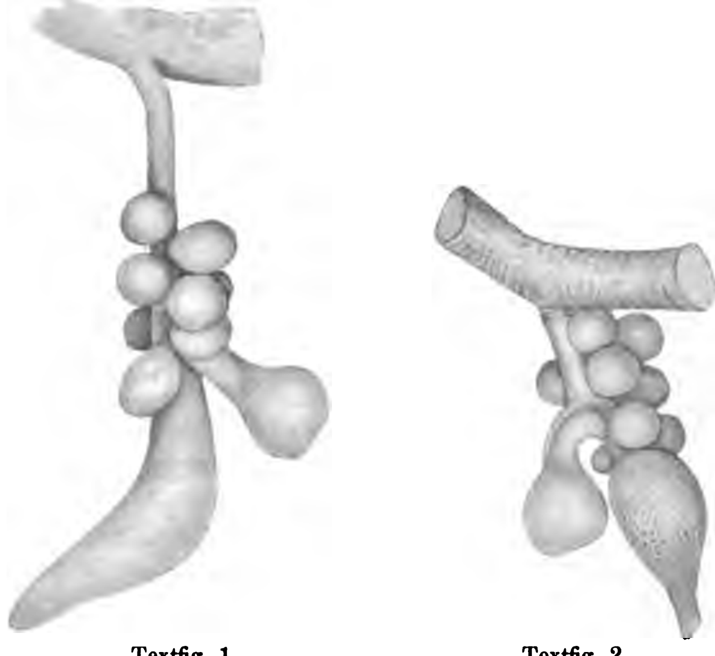
Außerdem enthält das Ectoderm noch zahlreiche Drüsenzellen. Sie stellen becherförmige Gebilde dar mit wandständigem, meist basal gestelltem Kern. Den größten Teil der Zelle nimmt eine helle Vacuole ein, durch deren Druck auch der Kern gewöhnlich abgeplattet wird. In ihrem Inneren liegen eine große Anzahl scharfkantiger, mit HEIDENHAIN intensiv geschwärzter Körner. Diese Zellen treten schon früh in der Entwicklung der Genitalanlagen auf. Bei der Differenzierung der Taster sieht man sie in großer Menge zuerst an der Spitze. Im Verlauf des weiteren Wachstums finden sie sich mehr an den Seiten. Das mag damit zusammenhängen, daß die Zellen bei der Secretbildung verbraucht werden; man sieht sie wenigstens häufig ganz nach außen gedrängt, komprimiert und stark geschwärzt nach Art degenerierender Elemente. Die gleichen Zellen finden sich auch im Ectoderm der Meduse und der Gonophoren.

Als Bildung sui generis findet sich bei *Physalia* noch der von CHUN als Gallertpolypoid bezeichnete Anhang. Meist ist an jedem Seitenzweig nur einer vorhanden, selten zwei. Außerdem stehen sie manchmal noch an älteren, übergeordneten Verzweigungen des bei *Physalia* dichotom sich gabelnden Stammes der Genitaltraube, zusammen mit einzelnen Gonophoren. Sie entspringen stets proximal von den Genitaltastern und der Meduse, mitten unter den Gonophoren. An Größe stehen sie bedeutend hinter den Tastern zurück. Ihr Bau gleicht dem des Medusenstieles, sie zeigen einen engen Stielkanal mit einschichtigem Entoderm, eine stark verbreiterte, auf dem Querschnitt unregelmäßig gefaltete gallertige Stützlamelle und ein hohes Ectoderm. Von ihrer Bedeutung und Funktion vermag ich mir noch ebensowenig ein Bild zu machen wie seiner Zeit CHUN, der sie zuerst beschrieb.

Ein paar zusammenfassende Worte über die Unterschiede in Bau und Entwicklung der Genitalanlagen dürften hier noch am Platze sein. Von den drei Untergruppen der Rhizophysalien, den Epibuliden, Rhizophysiden und Physaliden standen mir nur die beiden letzteren zur Untersuchung zu Gebote. Von ihnen sind die Genitaltrauben der Rhizophysiden bedeutend einfacher gebaut. Sie besitzen stets eine stärkere centrale Achse, um die sich die einzelnen Seitenzweige gruppieren. Bei der gewöhnlichen *Rh. filiformis* ist dieser Stamm relativ kurz, die Seitenzweige sind dicht gedrängt, mit langen Stielen daran befestigt. Ihre Zahl beträgt bis zu 30.

Bei einer andern von CHIERCHIA im Golf von Panama erbeuteten Form ist der Stamm lang gestreckt und nur eine geringe Zahl, etwa zehn weit auseinander stehender Seitenzweige vorhanden. Bei der schon oft angeführten Tiefenform endlich, deren einzige Genitaltraube aus 1000 Meter heraufgeholt wurde, ist der Stamm am meisten gestreckt und besetzt mit über 30 kurz gestielten plumpen Seitenzweigen.

An der Spitze eines jeden einzelnen Seitenzweiges steht bei *Rhizophysa* ein Genitaltaster (Textfig. 1). Proximal von ihm folgen die Gonophoren, deren Anzahl wechselt. Bei *Rh. filiformis* sind es



Textfig. 1. Textfig. 2.

gewöhnlich sechs bis acht, manchmal auch neun oder zehn. Bei den beiden andern Formen bilden letztere Zahlen den Durchschnitt (Textfig. 2). An der Gestaltung der Gonophoren läßt sich schon mit einiger Sicherheit das Geschlecht der Kolonie erkennen. Die männlichen Gonophoren sind mehr gestreckt, oval, die weiblichen fast kugelig. Noch leichter muß die Unterscheidung am lebenden Tiere sein. Die männlichen Gonophoren sind dann, wie gewöhnlich bei Siphonophoren, durch die Spermamassen weißlich gefärbt, die weiblichen dagegen durchsichtig. Ich verdanke diese Angaben Herrn

Dr. Lo Bianco in Neapel, der sich also schon aus eigner Anschauung von dem Geschlechtsunterschiede überzeugt hat, ohne der Sache weiter nachzugehen. Jedes Gonophor trägt an seiner Spitze einen kleinen Kranz von Nesselkapseln. Zwischen den Gonophoren entspringt die Meduse und zwar ziemlich am Ende des Zweiges, der Wurzel des Genitaltasters genähert. Doch liegen immer noch ein oder zwei Gonophoren distal von ihr, sie markiert also keine scharfe Scheidung der ganzen Anlage. Der Stamm der Genitaltraube entspringt an der gemeinsamen Achse der Kolonie in der Mitte zwischen den zwei Freßpolypen. Unter normalen Verhältnissen sitzt in jedem solchen Internodium nur eine Genitaltraube, doch sollen auch gelegentlich Verdoppelungen vorkommen. Wie schon oben näher ausgeführt, nehmen die Trauben distalwärts an Größe und Alter regelmäßig zu.

Dem gegenüber weist die Genitaltraube von *Physalia* folgende Abweichungen auf. Zunächst besitzt sie keine gemeinsame centrale Achse, sondern der ursprünglich einfache Stamm teilt sich schon früh dichotom in eine ganze Anzahl von Ästen. Die letzten dieser dichotomen Verzweigungen entsprechen dann den Seitenzweigen von *Rhizophysa* (Textfig. 3). Sie unterscheiden sich von ihnen dadurch, daß sie zwei Genitaltaster besitzen. Der eine davon bildet die Spitze des Zweiges, der zweite entspringt unterhalb, mitten zwischen den Gonophoren. Die Stellung der Meduse entspricht der bei *Rhizophysa*. Sie steht dicht unterhalb des distalen Genitaltasters, zwischen beiden liegen aber noch ein bis zwei Gonophoren. Deren Zahl ist hier beträchtlich größer als bei *Rhizophysa*. Sie läßt sich nicht genau angeben, da die Gonophoren auch auf den größeren Zweigen stehen, nur nicht auf dem obersten kurzen gemeinsamen Stammstück. Ihre Exumbrella trägt keine Nesselkapseln wie bei *Rhizophysa*, sonst gleichen sie sich bei beiden Formen, auch die Geschlechtsunterschiede sind dieselben. Als besonderes Organ besitzt *Physalia* noch die Gallertpolypoide, von denen gewöhnlich je einer ziemlich weit proximal zwischen den Gonophoren sitzt. Sie finden sich aber auch ab und an auf den größeren Ästen zerstreut.

Die Genitaltrauben von *Physalia* entspringen nicht direkt aus dem Stamm der Kolonie, sondern je aus der Basis eines großen Tasters, der mit einem Freßpolypen und einem Fangfaden mit Taster zusammen eine Gruppe bildet. Die Reihenfolge der einzelnen Trauben festzustellen wird dadurch erschwert, daß nicht wie bei *Rhizophysa* die neugebildeten Anlagen in gesetzmäßiger Reihenfolge distalwärts

auseinanderrücken. Bei *Physalia* hat die ganze Knospung durchgreifende Veränderungen erfahren, wohl im Zusammenhange damit, daß der ganze Stamm sehr stark verkürzt und auf die Ventralseite der Luftflasche zurückgezogen ist. Die ganz junge Larve zeigt gegenüber dem apicalen Pole der Luftflasche am Ende des kurzen Stammes einen primären Freßpolypen mit einem Taster. Wenn im Laufe der Entwicklung die Pneumatophore sich ausdehnt, aus der vertikalen in die horizontale Lage übergeht und der Stamm ganz auf ihre Ventralfläche zu liegen kommt, so steht dieser Polyp an ihrer einen scharfen Spitze gerade dem Luftporus gegenüber. In der Umgebung dieses Polypen entsteht später noch eine geringe Anzahl sekundärer Polypen, diese ganze Partie bleibt aber steril und bildet eine gesonderte Gruppe. Die Hauptentwicklung geht aus etwa von der Mitte der Ventralseite der Luftflasche. Dort bildet sich schon früh ein sehr großer Fangfaden mit einem basalen Taster aus. Nach beiden Seiten von ihm entstehen nun Gruppen von Anhängen, zusammengesetzt aus Freßpolyp, Fangfaden mit Taster und Genitaltraube. Es bilden sich immer nur eine geringe Zahl von Genitalanlagen, höchstens zehn bis zwölf an meinen Exemplaren, die dafür durch fortgesetzte Verzweigung einen sehr bedeutenden Umfang erreichen. Nach welchen Gesetzen die Anlage dieser Traube erfolgt, habe ich nicht feststellen können; sie stehen anscheinend regellos durcheinander, kleinere



Textfig. 3.

mit weiter entwickelten wechselnd. Bald verliert man die Übersicht vollkommen, denn schon frühzeitig wird es durch die Bildung einer Unzahl tertiärer Polypen und Fangfaden unmöglich gemacht noch eine Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Konstant ist nur, was auch HAECKEL als systematisches Merkmal verwertet hat, daß die Genitaltrauben bei *Physalia* nicht isoliert am Stamme entspringen, sondern mit den andern Anhängen zu Gruppen vereinigt sind.

Versuchen wir die Frage nach dem morphologischen Werte der Genitaltraube im Verbande des Organismus einer *Rhizophysalia* zu beantworten, so bringt uns das einigermaßen in Verlegenheit, wie mir scheint. Bei den übrigen Siphonophorengruppen läßt sich die Ausbildung der Geschlechtsanlagen in eine gewisse Reihe einordnen. Im einfachsten Falle finden wir die Bildung der Geschlechtsanlagen besonderen Blastostylen zugewiesen. Sie stellen reduzierte Polypen dar, die nur selten noch eine Mundöffnung besitzen (*Velella*), meist blind geschlossen sind. Von solchen Formen, bei denen einfach aus der Wand des proximalen Abschnitts dieses Blastostyls die Geschlechtsknospen ihren Ursprung nehmen, schreiten wir fort zu komplizierteren Bildungen, bei denen aus dem Stielabschnitt des zum Genitaltaster reduzierten Polypen eine ganze Traube von Geschlechtsmedusoiden hervorsproßt. Diese ganze Anlage würde dann homolog sein einer erweiterten und verzweigten Proliferationszone des Blastostyls. Bei vielen Physophoriden geht die Rückbildung noch weiter. Das ganze Blastostyl wird reduziert zu einer »Urknospe«, von der sich die einzelnen Gonophoren abschnüren. Es treten dabei häufig auch verästelte traubenartige Bildungen auf, deren einzelnen Zweigen die Gonophoren ansitzen. Vielfach ist die Anlage von vornherein in eine männliche und weibliche Hälfte gesondert. Bei Beginn der Entwicklung teilt sich dann die halbkugelige Knospe in zwei Lappen, so daß man auf den Gedanken kommen könnte, zwei an der Basis verschmolzene Blastostyle vor sich zu haben, ähnlich wie ja auch häufig Taster und Tentakel oder Polyp und Fangfaden sich erst sekundär aus einer gemeinsamen Knospenanlage differenzieren.

Noch weit verwickelter werden die Verhältnisse nun aber in unserm Falle. Wir haben wieder eine gemeinsame Knospenanlage (den Ausdruck »Urknospe« vermeide ich, da er von CHUN im andern Sinne festgelegt ist). Aus ihr geht ein traubenförmiges mehr oder weniger verzweigtes Gebilde hervor, das man zunächst den Blastostylverzweigungen bei *Physophora* beispielsweise homolog setzen könnte. Bei den andern Formen dokumentiert sich diese Anlage

aber immerhin als erweitertes Blastostyl dadurch, daß sie nur Gonophoren und am Ende einen einzigen Genitaltaster, den Rest des polypoiden Individuums trägt. Hier dagegen stellen die Endzweige dieses Gebildes selbst wieder vollkommene Blastostyle dar. Wir haben einen mundlosen Polypen, der bei *Physalia* sogar noch die charakteristischen Entodermzotten erkennen läßt und in einzelne Abschnitte gegliedert ist, die mit denen der Freßpolypen übereinstimmen. Aus seiner Wand sprossen zahlreiche Gonophoren ganz in der üblichen Weise. Ich möchte die alte Frage nach der Ableitung des Siphonophorenorganismus hier nicht wieder aufrollen, nur darauf hinweisen, daß wohl kaum an einer andern Stelle die Grenze zwischen Individuum und Organ so völlig verwischt ist, als hier. Die ganze Traube läßt sich nicht als eine Summe von Einzelblastostylen auffassen, denn bei *Physalia* sitzen Gonophoren auch an den größeren Ästen, was auf eine einheitliche Entstehung hinweist. Wir hätten dann also eine vielfache Wiederholung des sonst einfachen Genitaltasters. Außerdem hat *Rhizophysa* einen, *Physalia* zwei Taster, die man doch wohl als gleichwertig ansehen muß, also wieder eine Verdoppelung. Dazu kommen noch die Gallertpolypoide und die rätselhafte Meduse, Bildungen, wie wir sie sonst an keinem Blastostyl zu finden gewohnt sind. Die Genitaltrauben der Rhizophysalien stellen, glaube ich, das Höchste an Komplikation dar, was der so polymorphe Organismus einer Siphonophorenkolonie hervorgebracht hat. Er beweist besser als alle andern Gründe die abweichende Stellung, welche diese hoch entwickelte Gruppe in der Physophorenreihe einnimmt.

Damit wäre ich am Schlusse meiner Ausführungen angelangt. Es ist mir gelungen, die Keimzellen der Rhizophysalien von ihrem ersten Auftreten an zu verfolgen und dadurch vor allem die Frage nach der Entstehung der weiblichen Anlagen befriedigend zu beantworten. Beiläufig bemerkt stimmt das Verhalten der Keimzellen auch in diesem Falle mit der Weismannschen Theorie der Keimstättenverschiebung gut überein. Die Gonophoren sind zu sessilen Gemmen reduziert, dementsprechend ist die Differenzierung der Keimzellen weit zurückverlegt in das Entoderm des Blastostyls.

Leider ist es mir nur zum Teil geglückt die Aufgabe zu lösen, die ich mir gestellt und an Stelle des alten Problems sind nur eine Reihe von neuen Fragen getreten, auf die ich keine Antwort zu geben vermag. Doch hoffe ich wenigstens einen Schritt weiter getan zu haben auf dem Wege, der uns endlich auch zum vollen

Verständnis des Aufbaues dieser hochstehenden und eigenartigen Siphonophorengruppe führen muß. Es bleibt mir nur noch übrig, denjenigen meinen Dank auszusprechen, die mich im Verlaufe dieser Untersuchung mit Rat und Tat unterstützt haben, in erster Linie Herrn Geheimrat CHUN, der mir sein reiches Material freundlichst zur Verfügung stellte, außerdem aber auch den Herren Professoren ZUR STRASSEN und WOLTERECK, denen ich vielfache Hilfe und Anregung verdanke.

Zusammenfassung.

Die Genitalanlagen der Rhizophysalien sind eines der wichtigsten Merkmale dieser Gruppe, da sie unter sich im Prinzip gleichartig gebaut sind und von den Geschlechtsanlagen der übrigen Siphonophoren typisch abweichen. Im ausgebildeten Zustand stellen sie große traubenförmige Gebilde dar, bestehend aus Stamm und Seitenzweigen. Diese letzteren setzen sich zusammen aus Genitaltaster, Meduse und Gonophoren, eventuell noch Gallertpolypoid. Bei *Rhizophysa* folgen die einzelnen Trauben in regelmäßigen Abständen am Stamme aufeinander, distal an Größe zunehmend, weil hervorgegangen aus einer an der Ventralseite der Pneumatophore gelegenen Knospungszone.

Die histologische Untersuchung zeigt bei *Rhizophysa* die Keimzellen schon im frühesten Stadium als interstitielle Zellen des Entoderms differenziert. Sie lassen sich verfolgen bis zum Einrücken in die Gonophoren, der Genitaltaster und die Meduse bleiben frei davon. Durch Abspaltung in toto vom Entoderm rücken sie in den ectodermalen Überzug des Manubriums ein. Bei *Physalia* verläuft der Prozeß im Prinzip gleich, die Keimzellen wandern aber hier aktiv in die Tiefe des Entoderms und von da in den Glockenkern ein.

Später differenzieren sich die beiden Geschlechter. Beim Weibchen entsteht eine einfache Lage von Ureizellen, beim Männchen eine dicke Hodenanlage. Deren Zellen werden durch einen Einschmelzungsprozeß in der Reifung zurückgehalten. Die Keimzellen beider Geschlechter sind auch auf dem ältesten Stadium noch weit von der Reife entfernt.

Die medusoiden Schichten der Gonophoren sind bei *Physalia* besser ausgebildet als bei *Rhizophysa*. In beiden Fällen entstehen nur zwei Radiärkanäle. Das Entoderm des Manubriums bildet, vielleicht durch Verschmelzung, vielkernige Riesenzellen.

Zur Erklärung der weiteren Entwicklung hat die Annahme am

meisten für sich, daß die einzelnen Seitenzweige isoliert in die Tiefsee sinken und dort die Geschlechtsanlagen zur Reife bringen.

Die Meduse stellt ein hoch differenziertes Gebilde dar, mit einem Muskelstiel (bei *Physalia* und der Tiefsee-*Rhizophysa*), kompliziert gebautem Entoderm des Stielkanals, Klappenvorrichtungen und Körneranhäufungen im subumbrellaren Ectoderm. Ihre Funktion ist unbekannt.

Rhizophysa und *Physalia* unterscheiden sich wesentlich dadurch, daß *Rhizophysa* einen unverästelten Stamm der Genitaltraube, weniger Gonophoren und nur einen Genitaltaster hat, *Physalia* dagegen einen dichotom gegabelten Stamm, Gonophoren auch an den größeren Ästen, zwei Genitaltaster und ein Gallertpolypoid.

Die Genitaltrauben von *Rhizophysa* entspringen direkt aus dem Stamm in den Internodien, distal regelmäßig an Größe und Alter zunehmend, bei *Physalia* zusammen mit Freßpolyp und Fangfaden ohne nachweisbare Gesetzmäßigkeit.

Eine Rückführung der Genitalanlagen der Rhizophysalien auf die andrer Siphonophoren ist einstweilen nicht möglich.

Leipzig, im August 1906.

Literaturverzeichnis.

Chun, Über die postembryonale Entwicklung von Physalia. Zool. Anz. X. 1887. S. 557.

—— Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Leipzig 1897.

Leuckart, Über den Bau der Physalien und der Röhrenquallen im allgemeinen. Diese Zeitschr. III. 1851.

Haeckel, Challenger reports. Siphonophorae. (S. dort auch die ältere Literatur über Physalia.)

Huxley, The oceanic Hydrozoa. 1859.

—— On the anatomy of Physalia. Proc. Linn. Soc. Lond. II. 1855. p. 3—5.

—— Über die Sexualorgane der Diphyiden und Physophoriden. Müllers Arch. f. Anat. Phys. 1851. S. 380.

Seitaro Goto, Entwicklung der Gonophoren von Physalia maxima. Journ. of Coll. of Science. Imp. Univ. Japan. X. 2. 1897.

Studer, Über Siphonophoren des tiefen Wassers. Diese Zeitschr. XXXI. 1.

Thallwitz, Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX—XI.

Alle Figuren sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat entworfen nach mit HEIDENHAIN gefärbten Schnitten. Durchgängig gelten die Bezeichnungen: *ekt*, Ectoderm; *ent*, Entoderm; *st*, Stützlamelle.

Fig. 1—9. *Rhizophysa.*

Fig. 1. Schnitt durch den Bereich der Knospungszone, in dem die ersten Anlagen der Genitaltraube auftreten. Das Bild zeigt einen Längsschnitt durch einen jungen Freßpolypen mit Knospe des Fangfadens und daneben die Knospe der Genitaltraube. In der letzteren sieht man die interstitiellen Zellen, die in der gleichalten Fangfadenknospe fehlen. LEITZ III, 3. *P*, Freßpolyp; *T*, Fangfaden; *G*, Genitalknospe; *k*, interstitielle Zellen.

Fig. 2. Ein Teil der Genitalknospe von Fig. 1 stärker vergrößert. Zeigt die nesterförmige Anordnung der interstitiellen Zellen und die histologischen Unterschiede im Verhalten der Kerne des Ecto- und Entoderms. LEITZ III, 1/12 Imm. *k*, interstitielle Zellen.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Anlage eines Seitenzweiges der Genitaltraube. Ectoderm mit zahlreichen Drüsenzellen (*d*). Die interstitiellen Zellen überall unter der Stützlamelle, nur an der Spitze fehlend. Aus dieser Stelle gehen später Genitaltaster und Meduse hervor. LEITZ III, 6.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Anlage der Meduse und eines Gonophors. Meduse mit wohl ausgebildeter Glockenhöhle und medusoiden Schichten (nicht genau in der Medianebene getroffen). Das Entoderm überall einschichtig. Gonophor im Beginn der Glockenkernbildung. Glockenkern mit schmaler spaltförmiger Höhle, scharf vom Ectoderm abgesetzt, dagegen unscharf gegen die interstitiellen Zellen. LEITZ III, 3 × 2. *Med*, Meduse; *Gon*, Gonophor.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Anlage des Genitaltasters und ein Gonophor. Die interstitiellen Zellen hören an der Basis des Tasters scharf abgeschnitten auf, im Taster nur einschichtiges typisches Entoderm. Das Gonophor dagegen prall von interstitiellen Zellen erfüllt. Im Ectoderm des Tasters große Nesselkapseln und Drüsenzellen. LEITZ III, 3 × 2. *T*, Genitaltaster; *Gon*, Gonophor; *d*, Drüsenzellen; *k*, interstitielle Zellen; *nz*, Nesselkapseln.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Gonophor nach Einwanderung der Keimzellen in den Glockenkern. LEITZ III, 6. *ent.lam*, Entodermlamelle; *ep*, epitheliale Zellen des Glockenkerns; *k*, Keimzellen; *nz*, Nesselkapsel; *d*, Drüsenzellen des Ectoderms; *Rk*, Radiärkanal.

Fig. 7. Querschnitt durch ein männliches Gonophor mittleren Stadiums. Zeigt die zwei Radiärkanäle mit umgebenden Teilen der Entodermlamelle. LEITZ III, 3 × 2. *ent.lam*, Entodermlamelle; *Rk*, Radiärkanal.

Fig. 8. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Die medusoiden Schichten sind gänzlich verwischt. LEITZ III, 3 × 2.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor des ältesten bei *Rhizophysa* gefundenen Stadiums (das Präparat war mangelhaft erhalten). Sehr große Entodermzellen. Hohes Ectoderm an der Spitze der Knospe. LEITZ III, 3. *k*, einschichtige Lage von Keimzellen.

Fig. 10—29. *Physalia.*

Fig. 10. Längsschnitt durch ein junges Gonophor nach eben vollendeter Glockenkerneinstülpung. Zeigt die Keimzellen bei der Einwanderung in das Ectoderm des Glockenkerns. Das äußere Ectoderm ist teilweise zerstört. LEITZ III, 6. *k*, Keimzellen; *k'*, in den Glockenkern eingedrungene Keimzellen.

Fig. 11. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der Glockenkern hat sich weiter differenziert. Im Ectoderm des Manubriums, das eben in der Herausbildung begriffen ist, die Keimzellen, zwischen ihnen kleinere Glockenkernzellen. Im Entoderm des Manubriums Hohlräume, herrührend von der Auswanderung der Keimzellen. LEITZ III, 6. *ekt'*, subumbrellares Ectoderm; *ep*, epitheliale Zellen im Ectodermüberzug des Manubriums; *ent.lam*, Entodermlamelle; *H*, Hohlräume im Entoderm des Manubriums.

Fig. 12. Eine Partie des Glockenkerns von Fig. 11 stärker vergrößert. Zeigt das Gerüstwerk der epithelialen Zellen des Glockenkerns mit den darin eingelagerten Keimzellen. LEITZ III, 1/12. Imm.

Fig. 13. Junges weibliches Gonophor im Längsschnitt. Zeigt alle medusoiden Schichten, einschichtiges Keimzellenlager im Ectoderm des Manubriums und mehrschichtiges Entoderm des Manubriums. LEITZ III, 6.

Fig. 14. Längsschnitt und

Fig. 15. Querschnitt durch ein junges männliches Gonophor. Kappenförmiger Glockenkern mit mehrschichtigem Keimepithel. Reduzierte medusoide Schichten mit zwei Radiärkanälen. LEITZ III, 3. *Man*, Manubrium; *Rk*, Radiärkanal.

Fig. 16. Älteres männliches Gonophor. Entoderm mit Riesenzellenbildung. LEITZ III, 3. *rz*, Riesenzellen des Entoderms.

Fig. 17. Ein Stück aus dem ältesten Stadium der männlichen Gonophoren. Die Keimzellen sind ziemlich verkleinert, sehr zahlreich. Das Entoderm zeigt reduzierte im Untergang begriffene Kerne der Riesenzellen. LEITZ III, 3.

Fig. 18—24 Keimzellenkerne in verschiedenen Stadien. LEITZ III, 1/12. Imm.

Fig. 18. Aus dem Glockenkern, kurz nach der Einwanderung. Feines Chromatinnetz, runde Nucleolen.

Fig. 19. Das Kerngerüst deutlicher, die Nucleolen in Fortsätze ausgezogen.

Fig. 20. Dichterwerden des Chromatinnetzes, Zerfall der Nucleolen. Stadium der Fig. 16. *a*, Kerne aus der Randpartie; *b*, aus der innersten Schicht, kleiner, mit dichterem Chromatin.

Fig. 21. Stadium der Fig. 17. Scheinbares Synapsisstadium aus der innersten Schicht des Gonophors.

Fig. 22. Kerne aus den äußeren Lagen von Fig. 17. Noch relativ feines Chromatinnetz, trotzdem schon halbmondförmige Anlagerung intensiv gefärbter Körnermassen an die Kernmembran.

Fig. 23. Degenerierende, als Nährzellen verbrauchte Keimzellen aus den mittleren Stadien der Entwicklung eines männlichen Gonophors.

Fig. 24. Verschiedene Stadien der Caryokinese: *1*, ruhender Kern. *2*, Fädenbildung. *3*, Zerschnürung der Fäden, deutlichere Körnung. *4*, Verdoppelung der Körnerreihen, Verkürzung der Chromosomen. *5*, Chromosome in der Spindel, zu kurzen Stäbchen zusammengezogen.

Fig. 25. Eizellen aus dem ältesten weiblichen Gonophor. Schleifenförmiges Kerngerüst, deutliche runde Nucleoli.

Fig. 26. Ältestes weibliches Gonophor von *Physalia*. Keimzellen zu ein-

zelnen Haufen auseinander gezogen. Riesenzellen des Entoderms. An der Spitze des Ectoderms eine Kappe von plasmareicheren Zellen. LEITZ III, 3.

Fig. 27. Ein Teil von Fig. 26 stärker vergrößert, um besonders die mehrkernigen Riesenzellen des Entoderms, sowie die verschiedenen medusoiden Schichten zu zeigen. LEITZ III, 6. *ekt'*, subumbrellares Ectoderm; *ent.lam*, Entodermlamelle; *k*, Keimzellen; *Rz*, Riesenzellen des Entoderms; *rk*, Kerne der Riesenzellen; *v*, Vacuolen.

Fig. 28. Querschnitt durch den Muskelstiel der Meduse von *Physalia* im ausgestreckten Zustande. LEITZ III, 3.

Fig. 29. Querschnitt durch denselben während der Contraction. LEITZ III, 3. *M*, Muskelstiel; *m*, Muskellamelle; *l*, ectodermale Längsmuskeln im übrigen Teile des Stieles; *st'*, Stützlamelle des Muskelstiels.

Fig. 30 u. 31. Querschnitte durch den Muskelstiel der Meduse bei der Tiefenform von *Rhizophysa*. LEITZ III, 3. *d*, Drüsenzellen des Entoderms.

Fig. 32. Teil eines Längsschnittes durch das subumbrellare Ectoderm der Meduse der Tiefsee-*Rhizophysa*. LEITZ III, 1/12. Imm. *D*, Drüsenzellen, bei *a* am Secret festgeklebte Detrituskörnchen; *x*, eckige Granulationen an der Basis der Ectodermzellen.

Fig. 33. Drüsenzotte aus dem Entoderm an der Basis des Genitaltasters der Tiefsee-*Rhizophysa*. LEITZ III, 3 ⨯ 2. *d*, Drüsenzellen; *ak*, Kerne der Drüsenzellen, die amitotische Zerschnürung zeigen.

Fig. 34. Drüsenzelle aus dem Ectoderm des Genitaltasters von *Rhizophysa*. LEITZ III, 1/12. Imm.

Fig. 35. Längsschnitt durch Genitaltaster und Meduse der Tiefenform von *Rhizophysa*. LEITZ III, 3. *T*, Genitaltaster; *Med*, Meduse; *M*, Muskelstiel; *m*, Muskeln längs getroffen; *st'*, verbreiterte Stützlamelle des Muskelstiels; *kl*, Klappe am Übergang in den Stamm; *ent'*, hohes Entoderm des Stielkanals; *d*, Drüsenzellen darin; *ent''*, flaches Entoderm des Muskelstiels; *Rk*, Ringkanal; *nz*, Nesselzellen im Ectoderm des Tasters; *Z*, drüsige Zotte im basalen Entoderm des Tasters.

Fig. 36. Meduse von *Physalia* im Längsschnitt, mittleres Entwicklungsstadium. LEITZ III, 3. *kl'*, Klappenvorrichtung zwischen Stiel und Schirmteil. Andre Bezeichnungen wie Fig. 35.

Contributions towards the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes.

II. The Early History of the Cellular Elements of the Ovary.

By

Wm. S. Marshall
(Madison, Wisc. U.S.A.).

(From the Zoological Laboratory, University of Berlin.)

With Plate XII—XIV.

Thematerial for the following paper was obtained in the vicinity of Madison, Wisconsin, U. S. A. The work was done in the Zoological Laboratory of the University of Berlin whose director, Professor F. E. Schulze, I desire to thank for extending to me the courtesies of the laboratory.

In gathering the material, the embryos, larvae and pupae were removed from the cells of the nest after returning to the laboratory; but the mature wasps were caught in its vicinity after it was first disturbed. The ovaries of all but the embryos and youngest larvae were generally dissected out in the preserving fluid which was to be used. A larva, for instance, would be pinned down in a small dish containing weak Flemming's Solution; it was then cut open and the ovaries, being cut out, would be at once placed in the solution in the dish. From this they were quickly removed to a dish of Flemming of the strength used in preserving them. The same was done with most of the other solutions. With Gilson's or Tower's it was found much easier to see and remove the ovaries of larvae which were first injected, (by means of a small hypodermic syringe), with the solution used. They were then thrown into a dissecting-dish filled with the same fluid, allowed to remain here five or ten minutes, and then opened; the ovaries were removed and placed in another dish of fresh preserving fluid.

The different preserving fluids used were Flemming's, weak and

strong, HERMANN'S, TOWER'S, GILSON'S and hot water followed by corrosive sublimate. The stains I made use of were FLEMMING'S triple stain, EHRLICH'S, HEIDENHAIN'S iron-haematoxylin, MAYER'S haemalum, borax-carmine, alum-carmine, acid-fuchsin, and safranin alone. Of these, the two found most satisfactory were the iron-haematoxylin and the safranin. In the very youngest stages I found MAYERS haemalum and haematoxylin to give the best results.

Historical.

The origin of the three kinds of cells within the insect ovary has already been worked out for the Hymenoptera and my work does not in this respect differ from what was already known. What KORSCHELT (18) found for *Bombus* differs but slightly from what is here given for *Polistes*. He says, »Die gleichartigen Elemente des Endfadens gehen direkt in die der Endkammer über. In deren oberen Abschnitt differenzieren sich aus ihnen die Keimzellen, die am Grunde der Endkammer in die Eizellen übergehen und nur allein diese liefern. Die Kerne der Nährzellen entstehen an der Basis der Endkammer aus den kleinen Kernen, welche weitaus die größte Masse von deren Inhalt bilden. Die in großer Anzahl übrig bleibenden kleinen Kerne werden zu den Kernen des Follikelepithels. Alle drei Zellenarten entstammen demnach den gleichartigen Elementen, wie sie sich noch jetzt im obersten Abschnitt der Endkammer finden.«

PAULCKE'S (25) results are also the same as mine; both he and KORSCHELT (18) failed to study the young stages and he was unable to ascertain that the two kinds of cells he starts with had come from similar cells. He says: »Zu Beginn der formalen Differenzierung haben wir also zweierlei Elemente; erstens undifferenziert bleibende Kerne, welche später dem Follikelepithel den Ursprung geben, und zweitens als Keimkerne oder Ureikerne zu bezeichnende Elemente, welche sich weiterhin, wie wir sehen werden, nach Bildung eines Zellleibes, zu Eizellen und Nährzellen differenzieren.«

In many of the papers on the anatomy of insect ovaries there is given an historical account of the subject; in most of these are found the different views which have arisen in regard to the origin of the three cellular elements; oöcyte, nurse-and epithelial cell, of the ovarian tubule. To give here such an historical account and trace, step by step, what has been done, would be only to repeat what can all or in part be found in a number of papers, LUDWIG (23), BRANDT (5), KORSCHELT (18), GROSS (10), etc., or in HENNEGUY'S (14)

text-book. In most of the papers dealing with this subject one finds that several insects have been the subject of the work and it is only in recent papers PAULCKE (25), GIARDINA (8), that one finds the work restricted to a single species. As the present paper treats only of a single insect, it is thought best to omit a more general historical account and review the principal papers dealing, especially histologically, with the ovaries of Hymenoptera. Lately more attention has been given to cytological detail and we have the papers of GRÜNBERG (12), WIELOWIEJSKI (32) and GROSS (11) but especially those by GIARDINA (8 and 9).

Several of the older papers treat of the ovary of the Hymenoptera, but in them there is very little or nothing bearing on the present work. LEYDIG (20), working with *Osmia bicornis*, mentions that the terminal filament is filled with clear cells which have large round nuclei. In the following part of the tubule, he found cells whose nuclei contained nucleoli, distinguishing between these, and those with a single nucleolus; these latter developed into the egg. LUDWIG (23), observed that in *Megachile fusca* the egg sent a process up between the nurse cells; also that the epithelial cells did not entirely divide the egg and nurse chambers into two separate parts but that an opening was left between them.

In 1866 two important papers appeared; one by BLOCHMANN (3) and the other by STUHLMANN (27). BLOCHMANN (3) worked with three Hymenoptera; *Camponotus ligniperda*, *Formica fusca* and *Vespa vulgaris*. He found that the three showed but slight variations and his account is almost entirely restricted to the first species. His account begins after the oöcytes are arranged, one behind the other, in the middle of the tubule and were easily recognized by the greater size of their nucleus and their darker staining cytoplasm. He found the oöcyte nucleus large, without a nucleolus and with but little chromatin; it contained a central mass from which strands passed to the nuclear membrane. Oöcytes, when a little older, begin to bud and this process results in the formation of many small nuclei »Nebenkerne«; these first appear as small vacuoles lying near the nucleus. A little later small staining granules appear in them, they grow and acquire a distinct membrane. The contained matter increases and finally forms small nucleoli and fine threads. The »Nebenkerne« increase in number and proportionately the regular nucleus decreases. In the regular nucleus almost the entire contents stain; but in the »Nebenkerne«, only the nucleolus and the strands. Some of these

nucleoli he saw connected by a thin thread as if they were dividing. The nurse-cell nuclei he figures with a very thick membrane; each contains many nucleoli and a thick network. Between the nurse-cells and at the margin of their chamber he noticed a number of small cells which he concluded corresponded to the follicle cells around the oöcyte. The process the oöcyte sends up between the nurse cells was seen. He describes the nucleus of the oöcyte as wandering to its distal margin and with this, begins the formation of the deutoplasm. Division was observed in the follicle cells during the growth of the oöcyte.

No one has worked with so many different Hymenoptera as STUHLMANN (27); in his paper he describes, often very brietly, *Vespa germanica* and *Vespa media*, *Bombus terrestris*, *Trogus lutorius*, *Branchus fulvipes*, *Pimpla* sp. (?), *Anomalon circumflexum*, *Lampo-nota* sp. (?), *Ophion ventricosum* and *Ophion luteum*, *Ephialtes lituratus* and *Ephialtes* sp. (?). Of none of these does he give a very full account and there is a great deal of similarity in what he says of the different ones. He describes, for all of them in the early stages of the oöcyte, the formation of the small nuclear-like bodies. In all, the nucleus of the oöcyte goes to the periphery at the anterior end; there around it the small bodies are formed, but not for all at the same age. He says: »Bei den untersuchten Hymenopteren kann also der Austritt der „Ballen" zu sehr verschiedenen Zeiten stattfinden, entweder bei ganz jungen Eiern oder bei ziemlich viel älteren.« These »Ballen« may fuse to form a large »Dotterkern« which lies at the lower pole of the egg; or, as »diffuse Dotterkerne« they may remain separate and generally later become lost or dissolved in the egg.

What he found, for the first two species of *Vespa*, was so similar that he gives a single description for both. In the youngest oöcyte he studied, the nearly central nucleus had a nucleolus; the small bodies near it contained something, but he was doubtful whether or not it was chromatin. He opposes BLOCHMANN's view as to these being »Nebenkerne« saying: »Ich wiederhole noch einmal, daß ich diese Kerne nur für „Dotterconcretionen" halte.« He agrees with BLOCHMANN (3) that deutoplasm is first formed at the periphery and the lower pole of the oöcyte, »am oberen Pol noch eine Plasmamasse bleibt«. At later stages the oöcyte nucleus stains darker than at earlier ones; it remains at the upper pole until its function here, »die Ausstoßung der Ballen« is ended and then moves towards

the center. In the older oöcytes he could not find any trace of the nucleus.

In *Bombus,* STUHLMANN found that some of the »Dotterkerne« appeared very similar to the regular nucleus; others do not. The opening between egg- and nurse chamber was observed and once he saw three of the »Ballen« in this passageway »welche einen Übergang zwischen den Kernen des Follikelepithels zu den Dotterkernen zu bilden scheinen«. He suggested the possibility of these being cells which had passed from the outside into the egg but did not think it at all probable. The »Ballen« at the upper pole of the oöcyte remain but those at the lower pole are dissolved, the latter being the older, disappear first.

KORSCHELT (18) found nuclei with nucleoli in the terminal filament but was unable to distinguish cell boundaries. Proximal to this the nuclei became larger and in the terminal chamber he found that some grew more rapidly than others; in this region he found cell boundaries. At this place »zwischen den Kernen der Keimzellen und den der jüngsten Eianlagen ist kein Unterschied zu bemerken«. Later he could distinguish the oöcytes by their lighter appearance and larger size. In the oöcyte nucleus the chromatin forms in large masses. Distally in the end chamber the nuclei have the same structure as those in the terminal filament but they were larger. The large nuclei become those of the oöcyte, the smaller ones surrounding these form the nurse-cells. By *Dytiscus* and *Musca* he found these »Keimzellen«, differentiating into oöcytes and nurse-cells but in *Bombus* to oöcytes only. The nurse-cells group themselves first at the side and then distal to the oöcyte; they increase in number and their nuclei are larger than those of the oöcytes.

PAULCKE (25) found in the bee no external or internal boundary between the terminal filament and the end chamber. In the upper part of the former are many elongated nuclei lying across the tubule (LEYDIG [20]), which are embedded in a mass of protoplasm. At the place where these small nuclei become larger there is a marked transverse striation in the tubule; in this region cell boundaries appear and nucleoli in the nuclei. These are now either oogonia or they remain unchanged and become the epithelial cells. In the former the chromatin in the nucleus becomes thicker, at first it forms a mass with two nucleoli which later disappear. He describes both a synapsis zone and a zone of differentiation. Proximal to the former zone small cells (nurse-cells) very much like the undifferentiated

nuclei appear and little further down larger cells (oöcytes) in whose nuclei the chromatin is massed in an excentric ball. He believes that synapsis has something to do with division but found no dividing cells. Other cells at this region have the chromatin separated into two parts. The oöcytes grow; at first lying two or three together, they later, separate. They now lie in the median part of the tubule with their long axis across it. Cell boundaries which have disappeared now appear again. The nucleus of the nurse-cells becomes larger and oval in form, the chromatin finely divided and one or two nucleoli are present. The oöcytes move further apart and the nurse-cells which were arranged in rows, get in between them and begin the chamber formation. The oöcytes may either appear along the margin or in the central part of the tubule. After the synapsis zone the epithelial nuclei appear, at first pointed, but later becoming rounder. In these nuclei one or two nucleoli are often present, and, at the begining of the chamber formation cell boundaries are formed. He distinguishes a zone of chamber formation. He found the opening between nurse and egg chamber and the process the oöcyte sends up between the nurse-cells. At the beginning of chamber formation the nurse-cell nucleus has a nucleolus and a finely granular mass which later becomes thicker. Nuclei become irregular and secretory activity begins. At this same time the oöcyte nucleus looses the characteristic thread structure it earlier had and the chromatin forms in masses in its central part. It now has a number of the small nuclear-like bodies near it. It looses its regular form. The nurse cells are finally emptied into the egg chamber.

He holds with KORSCHELT (18) that in the Hymenoptera all three kinds of cells come from similar elements of the terminal chamber. In and near the synapsis zone a multiplication of cells begins, they become differentiated and the oöcytes are first recognized as such. He did not see mitosis in the synapsis zone, nor could he find a nucleolus present. In this zone he believes but few mitotic divisions are present and these only for the origin of the oöcyte, the nurse-cells originating amitotically. We will not go further into his theoretical part except to give his origin of the different cells in which he agrees with KORSCHELT. The first differentiation comes in the terminal filament and separates the vegetative (epithelial) from the generative cells. A second differentiation later takes place in which the »Keimzelle« become separated into oöcytes and nurse cells.

Gross (10) working with *Bombus terrestris* found in the distal part of the end chamber nuclei of the epithelial cells with very indistinct boundaries; these nuclei were oval in shape and contained a few chromatin granules. Further down were large, round cells, with a distinct nucleolus; these were the nurse-cells and between them lay the oöcytes with larger and lighter nuclei. Near the wall were many epithelial cells and he holds that these remain unchanged in structure, and that they divide mitotically at nearly any place. Synapsis, if present, he claimed was very short. In that part of the tubule where the oöcytes have a linear arrangement in its center, they are separated by epithelial cells. Gross holds, against Paulcke (25) that, in this region, the nurse cells do not divide. The egg and nurse chamber have an opening between them. In the nurse chambers are a number of epithelial nuclei; these in the older chambers collect in the central part and pass into the oöcyte: they have something to do with the formation of the deutoplasm. In *Vespa* he holds that the nurse-cell nuclei may divide amitotically.

Observations.

The following paper has nothing to do with the development of the female reproductive organs as such, but only with the cells, oöcyte, nurse, and epithelial, which develop within the ovary. The oöcytes we have traced from their origin, through the formation of the nuclear-like bodies, until they have nearly reached their full size. Of the nurse-cells the entire history is given; starting from their first differentiation and following them until they become lost, as food for the developing oöcytes. The epithelial cells we have traced from their origin until a part of them, those within the nurse chamber, have no further history, either going as food to the oöcyte or remaining within the empty chamber. Of the other part, those forming the follicle of the oöcyte, we give the history until the beginning of the formation of the chorion.

It has been thought advisable to draw in outline an ovarian tubule of some of the stages described, not to trace its development, but only that the position of the cells about which we speak, may be more clearly indicated. We begin our account with the gonads of the embryo, finding at this stage, that each reproductive organ is a small mass of protoplasm, surrounded by one or more layers of cells, and containing a number of nuclei similar in structure. In this earliest stage is not only a differentiation into terminal filament,

ovary proper and oviduct not present, but the gonads do not show any trace of the tubules which later appear in the young larva. After the appearance of cells in the gonads of the young larvae, some of them begin to increase considerably in size; the presence of these large cells distinguishes the ovaries from the testes. At first each of the three ovarian tubules, connected at their base, is similar throughout its entire length, and, it is only in the older larvae, that we can distinguish the different parts.

When either embryos or larvae were of nearly the same size it was very difficult to determine their relative ages. In many cases we have used the length of embryo or larva, but cannot say that this means very much. The eggs of *Polistes* show a difference in size, and the length of embryos of the longer eggs would, at an equal age, be greater than there of the shorter ones. Amount of contraction by different preserving fluids might also make some difference. In many pupa, the ends of the tubules were twisted and bent, so that it often became difficult to give their exact length. The length of the tubule cannot always be used as a standard of relative age, some of equal lengths showing a difference in the development of the enclosed cells.

Embryo. The youngest embryo studied, the one with which we begin our account, was 1.35 mm in length; its gonads were each 0.04 mm wide and a little over twice as long. Each gonad is filled with protoplasm which shows a great similarity at all points, in some there are a few small vacuoles present, but the majority, did not contain them. Nuclei of the same structure are found throughout the entire gonad; in it they have no definite position and fail to show a regular epithelial arrangement; they do not lie at any regular distance from each other, some nearly touch adjacent nuclei, and others are a little distance apart. In *Chalicodoma* Carrière and Burger (6) found that the young gonads contained a number of similar cells. A comparison of this embryo, with others which were a little longer, shows no difference in the size or arrangement of the contained nuclei, which have either a round or an oval form, and vary but little in size (Fig. 1). A few of the nuclei are irregular in shape, but an examination of all the sections shows that the round form predominates. We find here in *Polistes*, as has been described for a number of animals, that the reproductive organ in the youngest stage or stages, is a syncytium; in the different embryos which we

studied we were unable to find cell boundaries, or any indication of cell formation, present within the gonads.

The nuclei within this youngest gonad would average about 0.0045 mm in diameter; each contains one or two nucleoli, seldom a greater number, which are irregular in shape, but generally somewhat elongated; they are seldom angular, their surface as a rule being rounded (Fig. 2). When but a single nucleolus is present it is apt to be elongated, when two or more are present, they are generally more rounded. Each nucleus also contains a number of chromatin granules; these are much smaller than the nucleoli and they are mostly peripheral in position, a few only, lying at any distance from the nuclear membrane. The achromatin does not form a definite network, but appears as strands which connect the chromatin granules with each other, and with the nucleolei. Neither in this, nor in any other embryo studied, were dividing nuclei seen.

The nuclei, found in the embryonal gonads of *Polistes*, are very similar to those described and figured by GRÜNBERG (12) for *Bombyx mori*, and we judge that both were of about the same age. As just mentioned, we failed to find any cell boundaries at this stage.

It was very difficult to stain the nuclei of the gonads in these early stages and we obtained better results by using the commonest stain, such as MAYER's haemalum, than with the more complicated ones used for nuclear structures. With this stain just mentioned, the bodies we have called nucleoli, are not so darkly colored as are the chromatin granules; the same result was obtained by using HEIDENHAIN's iron-haematoxylin. With FLEMMING's triple stain no differentiation could be obtained; with safranin alone both nucleoli and chromatin granules stained equally, and the same result was obtained with acid-fuchsin.

Older embryos were very similar to the young ones; the reproductive organs were somewhat changed, but not the contained nuclei. With the growth of the embryo the nuclei increase somewhat in size, and it is noticeable, that within the gonad, they show a variation in this respect, some being larger than others. BESSELS (1) long ago observed that, in the ovary of Lepidoptera, the cells were at first all the same size but later, grew and differentiated. These larger nuclei have no definite position within the gonad, most of them were centrally situated but some were seen lying close to, or against, the wall. In an embryo 1,5 mm in length, one of these large nuclei measured 0.0075 mm in diameter; the average diameter

of all the nuclei would be about 0,0063 mm, not much larger than those of the youngest embryo.

Larva. In the youngest larvae the gonads are similar to what we found in the oldest embryo, the structure of the nuclei is the same, and no cell boundaries have as yet appeared. In a larva 2,1 mm long, we find that the three ovarian tubules have been partially developed; each tubule has a width of 0.035 mm, making the reproductive organ larger than in the embryo, where we found the entire gonad, but slightly larger than one of the tubules in this larva. A view of an ovarian tubule from an larva 2,6 mm long (Fig. 3), shows that the greatest change noticeable, is the appearance of the cells; a small amount of cytoplasm around many of the nuclei being marked off by a cell boundary, and this cytoplasm is darker than that which is not so enclosed. Wheter or not all the nuclei lie in cells, is difficult to determine, but this is the condition by slightly older ones. The nuclei, 0,005 to 0,006 mm in diameter, found in the gonads of this larva, are still similar in structure (Fig. 4) to those of the embryo. In larvae of this age a very few mitotic figures were seen, but these were not abundant. In looking over sections of a few larvae, of this and of a slightly greater length, we would find but two or three dividing cells in an entire gonad and all seen were in the equatorial plate stage (Fig. 5).

Ovary A. In larvae somewhat larger than this last one it is easy to distinguish between ovaries and testes, either by dissection, or by a microscopic examination. During the early growth of the larva, we find that but slight changes take place in the structure of the nuclei or of the ovary, the nuclei have increased a little in size, but a greater change has taken place in the growth of the ovary itself. In a larva 7 mm long sexual differentiation has become very marked; the ovarian tubules are each 0,275 mm long, but they as yet, show none of the parts which can so easily be distinguished in older stages. The tubules are filled with a mass of cells which show a greater difference in size and shape, than in structure. In each tubule one can easily distinguish between a distal half, in which the nuclei of the cells are small and ovoid, and a proximal half, containing fewer cells but nearly all with larger nuclei. Grünberg (12) noticed in Lepidoptera that at an early stage the oogonia all had their position in the distal, and the epithelial nuclei in the proximal, part

of the tubule, a condition we do not find in *Polistes*. Externally, one notices that the distal end of the tubule is pointed, but the proximal end is thicker and rounded (Fig. 6). In studying the larvae of this age, we worked both with ovaries which had been dissected from the body and then sectioned, and also with those which had been sectioned in toto.

As already mentioned, the distal half of the tubule is filled with cells the nuclei of which are ovoid, here and there, some are found with a nearly spherical nucleus; these latter, have no definite position within this part of the tubule but may be median, or near the wall. The nuclei are closely packed together and mostly restricted to the marginal part of the tubule, lying close to its membrane, this leaves a central portion in which but few nuclei are found. Each nucleus lies with its long axis across the tubule, Leydig (20), Paulcke (25), the cells are generally elongated but, owing to the crowding of the nuclei together, the cell boundaries are difficult to distinguish. Each nucleus, 0,005 mm in length, contains from one to three irregular nucleoli which do not stain so darkly as the chromatin granules; these latter lie mostly, but not all, in the peripheral part of the nucleus (Fig. 7 *b*). Achromatin strands pass irregularly from one to another of these, and, in these small, ovoid nuclei, one or more of them generally extends across it from side to side.

Near the midle of the tubule, a marked change is noticeable in the shape, both of the cells, and of their nuclei; those, which in the distal half, are shown elongated and with ovoid nuclei, give place to larger and more rounded cells, which contain larger and nearly spherical nuclei. These larger cells occupy all of the proximal halt of the tubule, although, here and there, in this same region a few of the smaller ovoid nuclei can be found. Owing to the larger size of the cells in the proximal half, and to their being less crowded together, we find here a much smaller number than in the distal half. The nuclei of the large cells (Fig. 7 *a*) are similar in structure to those we found in the embryo, or young larvae.

In *Dytiscus*, Giardina (8) has described the oöcyte and its nurse cells as remaining together and forming a group, the cells of which, increase in number as mitosis proceeds. Somewhat similar groups were found in the ovary of *Polistes* in many different stages of development, and it was thought the same arrangement occurred here as in *Dytiscus*. The explanation given by Giardina (8) seems very plausible, and we should hold a similar view for *Polistes*, were

it not for two things which it would be hard to reconcile to this view. It was easy to assume that all the cells of a group came from the repeated division of a single cell and that, after each division, the resultant cells remained attached to each other. When, however, in a larva 13 mm in length, groups of cells were found similar, except in size, to the groups found in the ovaries of older insects, I began to doubt as to their origin. Even in this young larva, some of the groups contained as many as seven cells (Fig. 8). The cells all come from a common central portion, each is pyriform, and they are all attached by the narrow stalk like part. In *Megachile*, LUDWIG (23) observed that the eggs have for some time a stalk, and earlier, somewhat similar appearances, had been observed by insects other than Hymenoptera, HUXLEY (17), CLAUS (7), LUBBOCK (22). We have already called attention to the very few dividing cells present in the gonads of embryos, or of young larvae; in the larva we now describe, but very few were noticed, and none of these occurred in groups, as we shall notice in older larvae and in pupae. In young larvae of *Polistes* we never found more than five or six dividing cells in any ovarian tubule; if all the cells in a group have come from repeated divisions of a single one, it is certain, that some of the numerous embryos and young larvae, would have shown many dividing nuclei. Then again if these groups originate as above mentioned, some dividing cells must be found near together, whereas, as we have already said, up to this age the very few dividing cells were scattered in the tubules. It might be said that the cells of these groups arise by amitotic division; GIARDINA (8) has shown in *Dytiscus* that the cells divide mitotically, and the few mitotic figures seen in *Polistes*, would prove that this is also here the method of division; that both mitosis and amitosis occur in the ovaries of these young larvae, I do not believe.

In *Dytiscus*, each group consists of one oöcyte and several nurse cells. In the group found in *Polistes*, not only here but in older larvae and in pupa, all the nuclei are similar, and there is no difference in the size of the cells. We shall learn that, during the growth of the oöcytes and the nurse-cells, they soon become easily recognizable as such, and if, in older larvae, each group contained one oöcyte and several nurse-cells, this would be apparent. We do not believe that these groups of cells originate the same way in *Polistes* as in *Dytiscus*, but cannot offer a very satisfactory explanation to account for their origin and persistance in the former insect. It

might be that the cells of a group are attached to the wall of the tubule near each other, and in some way remain so, or become in part fused with each other. The central portion from which they all come, or to which they are all attached, is, in older stages, of a darker cytoplasm than the rest of the cell (Fig. 16) and this common central portion is very distinct.

Ovary B. Passing to a somewhat older larva, one 16,5 mm long, we notice that changes have taken place, especially, in the growth of the tubules themselves (Fig. 9); each is in this larva 0,6 mm long. A single tubule shows a proximal part, very different from the rest, (Fig. 9 *odt*) which later develops into the oviduct. This same differentiation was also seen in younger larvae from 12 to 15 mm long. These parts would probably correspond to the »Endfaden, Keimfach und Ausführungsgang«, the three divisions given by HENKING (13) for the ovary of the larva of *Pyrrhocoris*. Within the proximal part, the cells are different from those found in the rest of the tubule; they are filled with large vacuoles which, under a low power, gives them a much lighter appearance than the others; their nuclei are smaller than those in the other two parts of the tubule, but differ very little in structure. The cells are long and narrow, and arranged across the tubule; no central lumen has as yet appeared in the future oviduct. The middle section of the tubule (Fig. 9 *ov*), shows a great similarity throughout, the nuclei are nearly all large and spherical, their cells also large, and generally rounded or polyhedral. These nuclei (Fig. 10), are similar to the last one figured; each has generally two nucleoli, a number of chromatin granules, and connecting achromatin strands. These nuclei are 0,0085 mm in diameter. The chromatin granules are slightly larger than in the last stage, and the achromatin enlarges to a small irregular mass around each one. Along the margin of this middle portion of the tubule are a number of small, ovoid nuclei, each having about the same structure (Fig. 11) as those in the distal part. In this latter part nearly all the nuclei have an oval form (Fig. 12), each with two to four, generally two, nucleoli, small chromatin granules and a reticulum, of which one or two strands can generally be traced across the nucleus from side to side. The cells are elongated and both they, and their nuclei, lie with the long axis across the tubule. One notices that the cells are closely crowded together. The nuclei lie mostly near the margin of the tubule, only a few being found in

its median part. A few of the nuclei are nearly spherical, these are more apt to be found in the center of the tubule than near its wall. Here and there are groups of cells similar to those described for our earlier stage.

Where the distal passes into the middle region of the tubule, the change is quite abrupt, the small, ovoid nuclei giving place to the larger, spherical ones; the cells also change from an elongated to a more rounded form. At this transition region the tubule becomes somewhat wider. But few mitotic figures were present in this stage, not more than four or five being found in any tubule of the ovary.

Ovary C. This is the youngest ovary we found in larvae after they had ceased feeding, and enclosed themselves in the cell of their nest. The larva was of course full grown, the tubules were each 1.44 mm in length. Distally, each tubule is long and narrow, and not straight throughout its entire length but terminally, it is bent. In this latter region, and for some little distance down the tubule, many of the cells extend entirely across it; sometimes they are equally broad throughout their entire length, but oftener pointed at one end (Fig. 14). The nuclei of all the cells in this part were very similar, any slight differences they showed being in the arrangement of their contents. Each nucleus has two, seldom more or less, nucleoli, quite large and irregular in shape and position; each one is surrounded by a thin layer of achromatin from which strands pass to the nuclear membrane. In these achromatin strand lies a number of chromatin granules, these do not stain evenly some being darker than others. The cytoplasm of these cells is quite irregular in appearance and distribution. Passing further down the tubule we find it widening and the cells becoming arranged in a fairly even layer along its wall. Next we notice that a few cells appear in the central part of the tubule — not in a lumen because none is present — so that, here and there, one can find three cells, instead of two, across the tubule. The nuclei remain unchanged, but a few of the centrally situated cells become more rounded. As we pass down the tubule these central cells become more and more abundant, and finally, in the median portion of the tubules (Fig. 13 *ov*), the long narrow cells have almost entirely disappeared.

At the distal end of this median portion, differentiation takes place more rapidly than at any other part i. e. the change of the nuclei from an oval to a round form, and the enlargement, and

rounding, of the cells. After this change the nuclei are for some time very similar in structure. A short distance proximal to this point some of the cells lie in groups; there is a central part, common to all, which is darker than the rest, and this darkened portion extends a short distance up into each cell. Often the connection between this portion, and that part protruding into the cell, is, on account of the position of the cell, lost, and the cell then appears to have an irregular or round, darkened body in its attached end (Fig. 16, lower cell).

Within the central part of the tubule (Fig. 13 *ov*) some variations in nuclear structure are noticed. At the distal end the nuclei are all nearly alike, very similar to what we have figured (Fig. 23). A little proximal to this the only change noticeable is an increase in size of the chromatin granules. Such nuclei (Fig. 16) may be found at any place in the proximal two-thirds of the median portion of the tubule. Scattered through this part are some slightly larger, irregular cells, with one, seldom two, large nucleoles, and having the small chromatin granules nearly all peripheral in position (Fig. 15). These we believe to be young oöcytes, but they nowhere, at this age, show any of the changes which we shall find at later stages. GRÜNBERG (12) has noticed for *Pieris*, that early, the nucleus of the oöcyte and of the nurse cells, were to be distinguished by the different distribution of the chromatin; all nuclei of the »Keimzellen« he found had a spireme thread stage. He could, in half grown larvae, distinguish between the three kinds of cells. BLOCHMANN (3) distinguished the young oöcytes by their great size and their darker staining cytoplasm, KORSCHELT (18), the young oöcytes, by their lighter color; the earliest stages both these saw were however much older than the present one. A third form of nucleus which shows considerable variation in size, is found especially in the proximal half of this portion of the tubule. One of the smallest of these (Fig. 17), is seen to contain an irregular, loose achromatin mass, in which a few chromatin granules of varying size can be seen. Very similar but larger nuclei are present, these differ from the small ones, in having the strands of achromatin more definite, and the chromatin granules more numerous. All gradations between these small and larger nuclei can be found. These we hold to be the nuclei of primitive nurse-cells soon after division, and that they are, by increase in size and amount of chromatin, assuming a structure very similar to figure 16. A number of these nuclei are generally found together and we shall notice them in later stages.

This entire ovary showed very few dividing cells; one or two scattered mitotic figures were seen in the region where the distal changes into the median part of the tubule, and small groups of them, in the proximal part of this latter portion. HENKING (13) found in the larva of *Pyrrhocoris*, that the mitotic figures were present in two regions, in the upper part of the »Keimfach«, and just under it.

We see that in this stage it is hard to determine the oöcytes with as much certainty as the primitive nurse cells, and we fail to find, at any place in the ovary, the large cells which, from their size and structure, are, in later stages, so easily distinguished as oöcytes. We find that oöcytes are differentiated (Fig. 15), but that their development has not gone so far as that of some of the primitive nurse cells, many of which have at least gone through one division. Earlier, in ovary B, we saw a differentiation of cells with small, ovoid nuclei, to those with larger and rounder ones. Some of the cells with the small ovoid nuclei do not change, and can, in later stages (as epithelial cells), be found in both the distal and the median portions of the tubule; in the latter region division in these cells does not cease, and they increase in number long after division in the nurse cells has stopped. The cells with oval nuclei, which are found here in the distal part of the tubule, either remain as they are and may become epithelial cells or differentiate into oöcytes or primitive nurse cells.

We have found that the ovary from a larva which has enclosed itself in the cell of its nest is further developed than one from a free larva. This its naturally what would be expected and is in general true but we may find exceptions. Some free larva are found in which the ovary is further developed than is some of the enclosed ones. From this it can be seen that a study of the ovary alone, would not be a sure criterion as to whether it had been taken from an old, free larva, or from on which had just enclosed itself for pupation.

Ovary D. Passing to a wasp which has commenced to pupate we find that a general view of an ovarian tubule is similar to what we found in the last stage. At that point in the tubule where the widening is most marked (Fig. 18 *T*) we find a change taking place in the structure of the nuclei and in the form and size of the cells; at this place, if any, we find a zone of differentiation (PAULCKE), and of the first differentiation, which takes place. KORSCHELT (18) found

in *Bombus*, that in the distal part of the endchamber the nuclei were similar in structure, but larger, than those in the terminal filament. Even before entering this part (Fig. 18 *od*) we may, here and there, find cells which are changing, and these may lie either in the center of the tubule (Fig. 19, point 20), or along its margin (Fig. 19, point 22). These cells have changed from the long narrow form to a rounder one but, still greater than this, is the change in the structure of their nuclei. Throughout the distal portion of the tubule the nuclei are all alike and in this region, those which are similar in structure, greatly predominate (Fig. 21). The nuclei of the other cells (Figs. 20 and 22) show a slight increase in size, and a marked difference in their shape. Their structure is also different, the chromatin granules are a little smaller, the achromatin reticulum more scattered and made up of finer fibrils not so distinct as in the other nuclei. In them there is also seen a fairly large chromatin body which we here notice for the first time, but of which we shall speak again. In this place, and also further down in the tubule, the cells contain a darkly staining body which, for want of a better name, we shall call a yolk-nucleus. It is sometimes an irregular body but, at this stage, more often has the form of a partially coiled, thick rod; it is always found lying within a clear space. In all sections this body was noticeable, but especially so in those stained with safranin.

In this part of the tubule (Fig. 19) there is an irregular transverse striation which stops before the middle part is reached (PAULCKE). These striae are due to strands of cytoplasm, which are more darkened than the rest; they begin at the wall and extend towards the middle of the tubule some being short and others reaching nearly across. These striae almost entirely obliterate the cell boundaries which, distal to this region, were very distinct.

As we pass towards the proximal part of this distal portion of the tubule (Fig. 19), we find that the nuclei lying along the margin, become less and less epithelial like in their arrangement, and finally, below the transverse striae, all trace of it entirely disappears. At this point the larger, rounded cells are more abundant, but as yet their nuclei show no change in structure (Fig. 23). A little further down a change does take place; we find (Fig. 18, point 24) many nuclei showing larger chromatin granules and that the achromatin mass has increased, its strands being thicker, and widening to form a small irregular mass around each chromatin granule (Fig. 24). One

or two nucleoli are, as in the younger nuclei, present, and in many of the cells a yolk-nucleus is seen. In the proximal third of the middle portion of the tubule we find, besides these last nuclei, others which are in general appearance lighter, due to their having but a few chromatin granules; these we will describe and figure from the next stage.

In this median portion of the tubule, especially in the proximal half, we find a few nuclei different from the others we have described in this ovary. These (Fig. 25), are large and irregular in shape, each has one or two large achromatin nuclei and small, very distinct chromatin granules. A comparison of these with some of the nuclei (Fig. 15) we found in the last stage will show a similarity between the two and we undoubtedly have here the young oöcytes. The structure of their nucleus at once separates them from the primitive nurse-cells, but does not, at this early stage, show any of the peculiar structures we later find so characteristic for the oöcyte.

In the distal portion of the tubule but few dividing nuclei are found and these do not occur in groups. In the median portion we notice quite a number, especially in the middle or proximal part, and find that they nearly all occur singly; in only one place was a group of dividing cells seen and here they failed to show any connection with each other.

Ovary E. In a slightly older stage, while the ovarian tubules show but little change from what we found in ovary D, we find the nuclei further advanced. That part of the tubule which becomes the oviduct (Fig. 26 *odt*) shows in part, a lumen. Throughout the entire distal portion of the tubule (Fig. 26 part *t*) no changes have occurred, its terminal part contains cells similar to those in the last stage and which, here and there, extend entirely across the tubule. Further down (Fig. 26 point 27) we notice that the nuclei of the cells are similar to what we found in those taken from nearly the same position in ovary D; they are oval in form, with one or two, seldom more, achromatin nucleoli, and a number of chromatin granules lying in strands which are quite distinct (Fig. 27). We find that, in the distal portion of the tubule, the cytoplasm of the cells is not so compact and dark as in cells from the median part. A few dividing cells can be found in this distal portion, but they are scattered, and do not all occur in any one region.

The first distinct changes in nuclear structure are found here in

the same relative place that they were in the last stage, namely, at the distal end of the median portion of the tubule. At this region cells occur abundantly in the middle of the tubule and a majority have larger and more spherical nuclei. Near this region, we find the first cells which we can surely determine as oöcyte or as primitive nurse-cells, although as yet the difference is not very marked. Both of these cells, or their nuclei (Fig. 28 *a* and *b*), are still quite similar to those we find throughout the terminal portion of the tubule, and are therefore not very distinctly separated from each other. Further down the tubule the differentiation becomes more marked; we find the nuclei of the primitive nurse-cells spherical, and with a round darkly staining chromatin body, while the oöcyte nucleus is larger, and of an irregular form, containing one or two rather large nucleoli and a few small, but distinct, chromatin bodies (Fig. 29 *a* and *b*). The latter nucleus appears lighter than the former, due to the smaller amount of matter in it, and most of this is on the periphery. Others have noticed the lighter appearance of the oöcyte nucleus even as long ago as CLAUS (7). This is hard to show in the drawings, but after one has studied these nuclei for some time, those of the oöcytes, can generally be distinguished by their lighter and clearer appearance.

We notice here a greater variation in the structure of the nurse-cell nuclei and find that, in general, there is some relation between these and their position in the tubule. Somewhat further down (Fig. 26 place 30), we find that the chromatin granules in many of the nuclei have become larger and that each is imbedded in a small, irregular mass of achromatin. Such nuclei may be found almost any place within the proximal three-quarters of the middle section of the tubule, but they are not found near its distal end. In the same region, but not quite so far distal, are a few nuclei which show a number of chromosomes; a stage undoubtedly preparatory to the division of the primitive nurse-cells. If such a stage is found before each division we cannot say, as it has been impossible to distinguish the different divisions from each other. The chromosomes are curved, beaded rods; besides these the nucleus contains a fine fibrillar achromatin substance, but, whether it connects the chromosomes to each other, we could not determine. In the proximal half of the middle portion of the tubule are a number of lighter nuclei, not large and irregular as are those of the oöcytes, but small and spherical, with an indistinct reticulum, in which lie a few chromatin granules

of varying sizes. These are the lighter nuclei we mentioned in the last stage, but which are, in this older ovary, much more abundant. Most of them are smaller than the other nuclei but some are of an equal size. Besides the variation in size, they show a considerable amount of difference in the number and size of the contained chromatin granules. These are the nuclei of the primitive nurse-cells just after division; they increase in size and in the amount of chromatin granules as they grow and prepare to divide again.

Dividing nuclei are found in any part of this ovary but are more abundant in its middle portion. They are not more numerous here than in the last stage. In the equatorial-plate stage a rather indistinct centrosome is often seen from which radiate a few fibres, but these are short and not abundant (Fig. 33). The same is true of a later stage (Fig. 34). After completion of division (Fig. 35) a few small mid-bodies are seen at the boundaries of the new cells. The nuclei of the daughter-cells are small, and their contents indistinct, but we can distinguish a reticulum and a few chromatin granules in each.

Along the margin of the tubule, in this middle part, are a few nuclei (Fig. 36) similar in structure to those in the long distal portion. These are the nuclei of the future epithelial cells; they do not here, as in the distal region, all lie with their long axis across the tubule.

Ovary F. As pupal development goes on, we find the ovary increasing in length, and the differentiation of the nuclei becoming more marked. The next we take, ovary F, is from a pupa the ovarian tubules of which are each 2,1 mm in length. The long distal portion remains the same as we have found in younger stages, but in the middle region, a considerable change has taken place, and we now, for the first time, find that the older oöcyte nuclei are entirely different from those of the nurse-cells.

A study of the different nuclei shows us that, proximally in the distal portion (Fig. 37, position 38), they are generally of an oval form (Fig. 38) but larger than corresponding nuclei of the younger stages. In this, and many neighboring cells, we find a round body which does not stain, but is darker and denser than the surrounding cytoplasm; it generally, as here (Fig. 38), occupies a position between the nucleus and the free end of the cell, but may also be on the opposite side.

Where the distal passes over into the middle portion of the tubule (Fig. 37 x—x) we find, as described in earlier stages, that a

change takes place in both the arrangement of the cells and in the structure of their nuclei. The epithelial like arrangement entirely disappears and the cells become irregularly scattered throughout the tubule. The ovoid nuclei are much less abundant, and larger and more rounded ones take their place. In the upper part of the middle portion we find that the first differentiation, as in the younger stage, can be seen where the oöcyte nuclei are slightly different from those of the primitive nurse-cells (Fig. 39 *a* and *b*). When these nuclei are compared with those we find in the same region of the last stage (Fig. 28 and 29), the similarity is at once apparent. Near this same region (Fig. 37, positions 40 and 41) we find exactly the same changes taking place in the nuclei of the primitive nurse-cells, that we found in an earlier stage. They obtain a definite spherical form, the strands of achromatin assume a net-like arrangement, and a yolk-nucleus appears in many of the cells (Fig. 40). The chromatin granules increase in size (Fig. 41) and around each one a small achromatin mass is formed. Further down in the tubule, the clearer nuclei we have already mentioned, are present (Fig. 42), and they show here, as in the earlier stages, a variation in size and in the amount of contained chromatin. Within the proximal part of this median portion a few nuclei with chromosomes were seen.

In this ovary we find that the nurse-cell nuclei are, in corresponding parts, similar to those we found in the last stage. In the oöcyte nuclei we notice that very important changes have taken place and that they are no longer the same from all parts of the tubule in which they are found. Distal in the median portion of the tubule, we still find cells with rather large, irregular nuclei (Fig. 39 *a*), which are similar in structure to the oöcyte nuclei of the last two stages (Figs. 25 and 29 *a*); when however we come to the older stages we notice that there has been a decided change. At a position in the tubule which we have represented (Fig. 37, point 43) we find a few nuclei which, from the size of both cell and nucleus, we know to be those of oöcytes; they show a few bent, beaded, rod-like chromosomes and also some achromatin matter (Fig. 43). The nature of this latter substance was hard to determine, it formed irregular strands which were not clear. Both in the oöcytes and in the primitive nurse-cells, the chromosome stage was less abundant than any of the other forms.

In the oöcytes the chromosomes next lengthen to threads in which a beaded structure is easily seen. Such nuclei, (Fig. 44), lie proximal

to those with chromosomes, and thus show that they are older. No division follows this stage in the oöcytes, but the threads later become arranged in synapsis. In *Polistes* we find that during synapsis the cell boundaries are very easily seen, but Paulcke (25) for *Apis* and Grünberg (12) in *Pieris* failed to find them. In the many ovaries of about this same age which we examined, the nuclei of the oöcytes always took this order, and never in the young pupa of *Polistes* were synapsis nuclei found at any place except in the proximal part of the median portion of the tubule; always in front of these were nuclei similar in structure to figure 44. Synapsis nuclei were found, two or three in a section, or often none at all; they showed a variation in structure. Some have a large irregular mass of achromatin in which lie many deeply staining chromatin granules, and from which nearly all trace of the threads have disappeared, others show a few threads in this mass which can be seen protruding from or running through it (Fig. 45 *a*). We failed to find such a regularity in structure and polarization as Giardina (9) found in the oöcytes of *Mantis*. In most of these nuclei a few odd pieces of the beaded threads were scattered through them opposite the large mass. After this stage the threads become evenly distributed throughout the nucleus; whether or not they are of equal length we are unable to say; in most nuclei they were of about the same length, but in many, at least one thread was present, which was equal in length to the diameter of the nucleus (Fig. 46 *a*). This last oöcyte is one of the oldest in this ovary and, as is shown by its position, (Fig. 37, position 46), lies just distal to the oviduct.

In the proximal part of the median portion of the tubule we find a new form of nurse-cell nucleus. In this (Figs. 45 *b* and 46 *b*) a single irregular achromatin mass lies at, or near, the center and on, or near it, a few chromatin granules; achromatin strands pass from this central part to the nuclear membrane, these and others form an irregular network the strands of which contain a number of chromatin granules. We have here the nucleus of a nurse cell after all its divisions have been completed; this same form will again be seen in the older ovaries.

Ovary G. We select, from a slightly older pupa, a few nuclei for description to show that the same order is found here as we have just observed in Ovary F. Near the boundary between the distal and the middle parts of the tubule, we notice the same two kinds of

nuclei; the oöcyte nucleus (Fig. 47 *a*) shows the same structure we have already described; it is also found a little diśtance down the tubule (Fig. 48 *a*). In the nucleus of the primitive nurse-cells we also find a similarity between this and the younger stages. A little proximal to the boundary we just mentioned, we find nuclei with the spherical chromatin body (Fig. 48 *b*) we have already noticed in younger ovaries.

In the nuclei of the primitive nurse-cells we find that the same changes, as already noted, take place, and that proximally, in the median portion of the tubule, are a few nuclei with chromosomes. In this region the light colored nuclei are also found and they show the same variation in size and in contents as in the earlier stages. Near the proximal end the nurse-cell nuclei show the structure we have already said was characteristic for them after division has ceased, and they become the permanent nurse-cells (Fig. 51 *b*).

The oöcyte nucleus also shows a chromosome formation but here, as in the nurse cells, this stage is not abundant (Fig. 50). Synapsis stages are found, and after these the beaded threads become evenly distributed throughout the nucleus (Fig. 51 *a*). In both this and the preceding stage, dividing cells could be found in nearly every part of the median portion of the tubule.

Ovary H. The next stage we will consider, an older pupa, is one in which the oldest oöcyte and its accompaning nurse-cells are arranged to form the first chamber. In older stages we shall show that chambers are not at first formed as egg- and nurse chamber, this separation coming later in the development, but that the oöcyte and its accompaning nurse cells are together in a common chamber. In any tubule of this ovary we find, proximally, an oöcyte and accompaning nurse cells lying in a chamber. Distal to this group lie many other oöcytes, but none show any indication of chamber formation, although the few oldest ones, have grouped around them those nurse-cells which will later form their nurse chamber (Fig. 52). In neither this nor other chambers could we find the regular arrangement of the nurse cells as described by Paulcke (25) for the bee.

In the last stages, ovaries F and G, we noticed that the zone in which the synapsis nuclei lay, was near the proximal end of the middle portion of the tubule (Fig. 37, position 45); as development goes on this zone changes its relative position and moves toward the

distal end. In this stage, ovary H, the cells in synapsis must be sought much further up (Fig. 52 *Syn*). Following from this place the development of the oöcytes we find, as in the last stages, that after synapsis the long, beaded threads distribute themselves throughout the nucleus. This condition remains for some time unaltered but, by the growth of the nucleus, the threads are separated more from each other; each one is beaded, the chromatin granules do not stain deeply and only appear very dark at the ends of the threads which one sees in optical, or real, section. As the nucleus grows the threads become clearer and more distinct (Fig. 53) and we reach a place, (Fig. 52, position 54), where we find them growing quite irregular (Fig. 54), more ragged along their edges, and loosing the regularity within the nucleus they earlier showed. The threads are still beaded and are the only contents of the nuclei. The slight irregularity which we here notice is the beginning of their disruption, it becomes more marked (Fig. 55) and, while the threads still show a slight beaded structure, they have entirely lost the regularity which they had in the younger oöcytes. The oldest oöcyte (Fig. 56) in this tubule shows even a greater irregularity and the chromatin granules have gathered in achromatin masses. PAULCKE (25) notices that in *Apis* this change takes place when the chambers are being formed. »Mit Beginn der Kammerbildung verliert das Keimbläschen seine vorher so charakteristische feinfädige, gerüstartige Chromatinstructur.« In each of the last two oöcyte nuclei an achromatin nucleolus has appeared which we failed to notice in any of the preceding stages.

In all the oöcytes which we have figured from this tubule a yolk-nucleus was present. It is a deeply staining, round or ovoid, body, lying in a clear space within the cell. This has been drawn only in the oldest oöcyte (Fig. 56).

Ovary I. Passing next to the study of an ovary from a wasp which has been but a few hours out of the nest, we notice that many changes have taken place. The oldest oöcyte already lies in its own chamber separated from the nurse cells, also in their own chamber, which lie distal to it. The oldest oöcyte is the only one which, externally, shows a complete chamber formation; in a longitudinal section, however, one notices that the separation has taken place in the three next oldest oöcytes (Fig. 57). No distinct terminal filament is noticeable, but for a distance of about 0,3 mm from the tip, many

disintegrating cells are seen within the tubule; more here than at earlier stages.

Just as we found, that, when larvae first enclosed themselves within the cells of their nest, they did not always show an equal development, so we now find that upon issuing from it, the ovaries are not all the same. We have selected a specimen which will represent the average development that the ovaries have reached in wasps which have been but a few hours out of the nest.

The distal portion of the tubule shows the changes we have already recorded for both oöcytes and nurse cells. We find a place in which the cells are as yet undifferentiated and, proximal to this region, the nuclei undergo the same changes we have already noticed. A certain zone contains all the synapsis nuclei, which are however not abundant; some sections show none at all, and never more than two or three. In taking up the history of the different cells it will be best to treat of each kind separately, and to omit several stages we have already described.

The epithelial cells and their nuclei undergo by far the least change of all; here and there along the margin of the tubule, we find nuclei similar in structure to those we have already noticed as belonging to epithelial cells. When the chambers are formed, we find, in the portion occupied by the oöcyte, that the epithelial cells form in part a layer around it. In the region occupied by the nurse-cells we find the same nuclei on its margin; they are here also scattered among the nurse-cells (Fig. 79) especially in the median part of the chamber (Gross [10]). The boundaries of these cells is hard to distinguish, the nucleus is ovoid, but much smaller than that of the nurse cells. In each, one or two, small, irregular, achromatin masses are found (Fig. 58), and a number of quite distinct achromatin strands, one or two of which can generally be traced across the nucleus from side to side. A few chromatin granules are present, mostly peripheral in position. As soon as the chambers become definitely formed the epithelial cells begin to build a continuous layer around the oöcyte, enclosing it at all points, except centrally where it lies next to its nurse cells, where, as already noticed by many others, an opening remains. At the two ends of the oöcyte the epithelial cells assume a regular columnar form and its margin has here a serrated appearance, each indentation as long as the follicle cell is wide (Fig. 59). The nucleus of each of these epithelial cells is similar to those within the nurse chambers. We find a number

of mitotic figures. With the increase in size of the oöcyte and its chamber, the number of follicle cells becomes greater.

In the last stage we noticed that the nurse-cell nuclei, after division has entirely ceased, assume a form which is, at this stage, characteristic. Far up in this tubule we find that the nurse-cell nuclei are similar to those we have already described; the stage where each possesses a number of large chromatin nucleoles, each lying in a mass of achromatin (Fig. 41), predominates. Near that part of the tubule in which synapsis nuclei are found (Fig. 57 *syn*), the nurse-cell nuclei have assumed their permanent form (Fig. 60), an irregular achromatin mass at or near the center, strands of achromatin forming a network, and containing a number of darkly staining chromatin granules. Proximal to this these same nurse-cell nuclei can be found, and for some distance down the tubule they do not change their form. At this place, or wherever this form of nucleus is found, mitosis among the nurse cells has ceased. Paulcke (25) holds that the nurse-cells in *Apis* must divide amitotically, this we never found in *Polistes*. Gross (10) finds mitosis in the nurse-cells of *Bombus*, but in *Vespa* describes the nuclei of the nurse-cells as dividing amitotically, figuring some cells with two or three nuclei. When we reach that part of the tubule (Fig. 57, position 61) in which the oöcytes begin to arrange themselves regularly in a row in its center, we notice that nearly all the nurse-cell nuclei have changed a little in structure, and, instead of the single nucleolus, there are now two or three. Passing down the tubule the cells have, except the epithelial, increased considerably in size, and in the nurse-cell nuclei there are now a number of nucleoli (Fig. 62); these are still of about the same size but, in proportion to the size of the nucleus, smaller. In this place (Fig. 57, position 62) the nurse cells are grouped in regular order distal to the oöcyte to which they belong; amongst them a difference in size relative to their position is noticed, distally the smallest, proximally the largest. As the chambers grow this arrangement becomes more and more prominent. They continue to increase in size, this being more noticeable than any increase in structure. Each nucleus (Fig. 63) now contains a number of the large irregular bodies, nucleoli, which differ very much in depth of color; this is not only due to different stains but with the same stain, and even within the same chamber, quite a variation in this respect may be present. They also differ very much in size in the different nuclei found within any chamber, many small ones is the commonest arrangement, yet

some nuclei contain but a few large ones. In each nucleus the achromatin network is still seen and in these strands are a number of small, lightly staining, bodies similar in appearance to chromatin granules. In the oldest chamber many of the nurse-cells show a layer of darkened cytoplasm lying around the nucleus (Fig. 63). This we judge is due to the activity of the nurse cells.

A little distal to the synapsis nuclei we find young oöcytes similar to those we have already described. The nucleus has one, sometimes two, large achromatin nucleoles, a cloudy and fibrillar arrangement of other achromatin, in which lie imbedded a few chromatin granules generally peripherally arranged (Fig. 64 *a*). The large nucleolus becomes lost and does not appear again for some time. The achromatin becomes arranged in threads (Fig. 64 *b*), more and more chromatin granules appear in these, and we finally find a number of beaded chromosomes within the nucleus (Fig. 64 *c*). This last stage is much scarcer than the others, no section ever showing more than two and a majority of them none at all. Proximal to these last nuclei lie those in synapsis. These show but a slight degree of regularity and nowhere such a regular polarity of the strands as GIARDINA (8 and 9) found in *Dytiscus* or *Mantis*, the threads in his figures also appearing more beaded. The greatest amount of substance in the nucleus is arranged in a large irregular mass in which lie a number of distinct chromatin granules. Within this mass could be seen parts of the beaded threads, these would in part protrude from it in all directions (Fig. 65). Just proximal to the synapsis nuclei, we find the threads again becoming equally distributed throughout the nucleus (Fig. 66). The nuclei are apt to become elongated in form and will often lie two or three together (PAULCKE); later on, the shape changes and they separate from each other. From here on for some little distance the threads retain their regularity, and then break up, a process we will describe in the next stage.

Passing down the tubule to the older oöcytes we find that the oldest has increased very much in size, and both it, and the next oldest, are elongated in the direction of the tubule. Besides the nucleus, we now notice in each oöcyte a number of small bodies, which, in their structure, are quite similiar to the nucleus (BLOCHMANN, STUHLMANN, KORSCHELT, PAULCKE, GROSS). These have already appeared in the third oldest oöcyte (Fig. 57), and here, in that which is next to the oldest (Fig. 57, place 67), they are seen to lie in a mass around the nucleus (Fig. 57); each has one or two small irregular

bodies (nucleoli), an irregular reticulum, in the strands of which are found a number of small, slightly staining bodies (chromatin granules). At first these nuclear-like bodies lie in a single layer around the nucleus but, as their number increases, this layer changes to an irregular mass. In older oöcytes one notices (Fig. 57, position 68) that some of these bodies leave the mass and wander to other parts of the oöcyte where they always take a peripheral position. Blochmann (3) and Stuhlmann (27) have studied these bodies more thoroughly than any one else but, as I have already given the views of each one and what they found, in the historical part, there is no use of repeating them here. In the two oldest oöcytes we notice that the nucleus has changed greatly, the regular beaded threads which can be found any place between *Syn.* and position 61 in figure 57, have disappeared, the entire nucleus being filled with a fine irregular, net-like reticulum in which lie a number of small, lightly staining bodies. Gathered near the center of the nucleus, are a few irregular achromatin masses in which lie imbedded the chromatin granules we earlier saw in the threads; these stain darker and are much more distinct than those in the reticulum (Figs. 67 and 68). In the oldest oöcyte we find that the nucleus is of about the same size as that of the next youngest one, but, in proportion to the size of the oöcyte, it is very much smaller. The oöcyte has increased in size but not the nucleus. In these oldest stages, we notice for the first time since the very early ones, that a nucleolus is present, it is generally round, but may be irregular; it contains a number of vacuoles (Fig. 68).

We have already noted the fact that in *Polistes*, when the epithelial cells arrange themselves as a follicular layer around the oöcyte, there is left a passage way between it and its accompaning nurse-cells. In this stage the oldest oöcyte shows that towards this opening it has sent out a process (Fig. 57). This, which has been observed in many other insects, is found more often in older ovaries where there are more oöcytes of this and later stages, and we shall refer to it again.

Ovary J. The ovary which we next study, if viewed externally, does not appear much older than the last; we find however that it is, and that, a much greater number of chambers being formed, we can more easily follow the changes which take place in the oöcyte nuclei. The tubules as a whole deserve but little attention, the chamber formation is externally much more marked and the oviduct further

developed. The oldest oöcyte is still small as compared to the size of the mature egg. Distally the contents of the tubule show a further disintegration and the position in the tubule in which the very youngest stages can be found is further towards the tip. The youngest stages must be passed over as they are now restricted to a rather narrow zone, are more difficult to study, and show nothing new. Far distal in the tubule we find but few regular cells, and believe that this part has nothing further to do with the production of cells which are to play an active part.

While we have said that the early development of the cells passes rapidly in this stage, we find the nuclei of both oöcytes and primitive nurse-cells passing through the same stages we have already noted. The early differentiation of the cells is the same but either very rapid or partly abbreviated. Dividing cells, except the epithelial, are restricted to a zone in which they are very numerous, occur in all stages of mitosis, and may be found in groups (Fig. 70) or scattered singly among the other cells.

Before synapsis there takes place in the oöcyte nucleus the formation of a number of chromosome like threads (Fig. 71). After synapsis the threads distribute themselves throughout the nucleus. At first (Fig. 72) they are shorter and irregular, but soon one notices that the nuclei have clear spireme-threads running through them; some of these are fairly straight, while others, especially the longer ones, are curved (Fig. 73). From the greater size of the nucleus the threads are now more distinct and longer than before synapsis, whether these are all of an equal length, or parts of a number of long threads, I am unable to say; they nearly always show a variation in their length. Here and there nuclei are found in this position in the tubule which, from a surface view, might be taken for a nucleus with a single spireme-thread (Fig. 74). Nuclei similar to these few we have last described continue for some distance down the tubule, until just before we find the oöcytes arranging themselves in the middle. Then there occurs a breaking up of the threads, they become shorter and loose their regular form, and some begin to form small masses. As we pass from this stage to the older oöcytes we never again meet with this structure.

At that part of the tubule where we find the first indication of a chamber, a common one for both oöcyte and nurse cells, the beaded threads in the oöcyte nucleus have become, as such, entirely lost. The breaking up which we noticed in the previous stage has gone

on, and we now find a few very irregular achromatin masses in which are the chromatin granules. Throughout the nucleus are numerous delicate achromatin fibrils and a rather large nucleolus. This latter, in slides stained with safranin and then well washed out, is very lightly if at all, tinged, and with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin never stains so dark as the chromatin granules. The small irregular masses containing the dark chromatin granules begin to fuse with each other, their number decreases but the few found are larger. The achromatin fibrils become more and more distinct; finally they show a beaded structure, these granules not staining nearly so darkly as the chromatin granules within the masses (Fig. 77). The union of the masses goes on, and there finally may be but one large one alone, or one or two small ones with it.

We have already noted that in the chamber formation the oöcyte and the nurse-cells first group themselves together and there is a chamber common to all; only later do the two chambers, egg and nurse, become separated from each other. At first the nurse-cells arrange themselves, not only distal to the oöcyte, but also at its sides, so that, excepting the proximal end, they surround it (Fig. 78). We find that even here there is a gradation in the arrangement of the nurse-cells according to size, the smallest in each group are distal, the largest proximal. This arrangement we find present in all later stages. Epithelial cells are found in small groups at the sides of the oöcyte, and generally a few of them both distal and proximal to it; a few are also scattered in with the nurse-cells. The nucleus of the oöcyte is about the same as that we last figured (Fig. 77) and the nurse-cell nuclei are similar to those we described for an earlier stage (Fig. 62).

A little later (Fig. 79) we notice that, due to an increase in the size of the nurse-cells, they are closer together. More epithelial cells are scattered among them and these are found along the margin of the chamber, or just above the oöcyte, where they form a small group (GROSS). The epithelial cells around the oöcyte have begun to form a regular follicle but as yet, lie only as a narrow girdle around it; more of them have become columnar than in the last stage. The structure of the nuclei of all the cells remains unaltered.

If we now pass over two or three chambers and come to an older one we notice that one of the greatest changes is in the size of oöcyte and nurse-cells (Fig. 80) and that no special change has taken place in the structure of any of the nuclei. The epithelial

cells have nearly surrounded the oöcyte but the structure of their nuclei also remains unchanged (Fig. 81). In the nurse chamber, or what will later be such, a number of epithelial cells are seen along the margin. Whether or not they form a complete layer here is doubtful. In our drawing (Fig. 80) one sees such a layer, but it would be hard to duplicate this regularity in many of the sections. These marginal epithelial cells, as well as those scattered in among the nurse-cells, have nuclei similar in structure (Fig. 82) to those around the oöcyte.

In the later stages we will not as heretofore study different ovarian tubules but will give separately the history of each kind of cell.

The epithelial cells have been found present in both kinds of chambers; of those in the nurse chamber there is nothing further to say, they remain for a long time unchanged but finally stain much lighter. Part of them are left within the old chamber after all the nurse-cells have disappeared, and others very likely go as nourishment to the developing oöcyte. Those epithelial cells which form a follicle around the oöcyte have a further history but this can be better given if, as is hoped, we at some future time can take up the formation of the chorion.

For a considerable time as development goes on, the nurse-cells show no further change, remaining as we have described them (Fig. 63). They have already shown, in the cytoplasm around the nucleus, secretory activity, and this, as they grow older, becomes more apparent; later we notice, as has been described for the nurse cell nuclei of so many insects, that they become irregular in form sending out pointed processes into the cell. In *Polistes* this is never so marked as in many other insects. The darkened layer of cytoplasm around the nucleus becomes thicker and within it a number of vacuoles finally appear (Fig. 85). Between egg and nurse chamber an opening exists (Figs. 84, 86 and 88), and through this the oöcyte often sends a lobate process, this and the nearby cytoplasm of the oöcyte, is often seen to have a dark stringy appearance which is undoubtedly due to the activity of this process in the absorption of nourishment. Older nurse-cell nuclei loose, to a great extent, their irregular appearance and become again more normal in shape; finally, when much older (Fig. 86), the cells loose in part their outline, the chamber becomes emptier as if less cells were in it than formally. All the cytoplasm is now of the same appearance as was the layer

directly around the nucleus and vacuoles appear in any part (Fig. 87). The nuclear structure has changed but little, the achromatin is more irregular and less net-like, the nucleoli are still present but more broken up.

In older stages one can see that there is a gradual absorption of the contents of the nurse chambers and that those cells lying nearest the oöcyte are the first to go. In younger nurse chambers the cells lying nearest the oöcyte are the largest, but now we notice that, in this region, they become much smaller, due to their partial absorption into the oöcyte. The cells in the other part of the chamber have nearly all lost their boundaries, and the cytoplasm of most of them lies entirely distal to the nucleus, giving the appearance as if they were passing down towards the oöcyte to be absorbed (Fig. 88). When the more proximal nurse-cells have disappeared and, although all the remaining cells are broken up, the structure of the nuclei is but little changed. A mass of many small and a few large bodies, nucleoli, are scattered through it, of these, the large ones especially, stain darkly (Fig. 89). This is all opposed to the view of Paulcke (25) and Gross (10) who hold that the nurse cells pass into the oöcyte, swallowed as it were. Such I have not found to be the case.

The nurse chamber grows smaller and smaller as its cells disappear, and, by the growth of the oöcytes, they are pushed to one side, so that two neighboring egg chambers lie with their ends nearly touching. The nurse cell boundaries disappear and the cytoplasm also goes; just before the chamber is finally emptied we find in it some epithelial cells, two or three nurse-cell nuclei, and a small amount of cytoplasm (Fig. 90).

We would record an irregularity in the finding of two nurse chambers without any egg chamber between them (Fig. 91). Whether or not there ever was an oöcyte in the chamber, we do not know, but most probably it died and disappeared and its chamber was crushed between those of the nurse cells.

We have seen how the oöcytes, after their chambers are formed, change their shape, becoming elongated and lying with their long axis parallel to that of the tubule (Fig. 57); the large spherical nucleus looses its regular shape and a nucleolus appears in it, the beaded threads become broken up (Figs. 75, 76 and 77), and one or more irregular masses appear which contain darkly staining chromatin granules, achromatin strands are present in which are lightly staining granules. We have also seen how around the oöcyte nucleus a number of

small bodies appear which in structure resemble a nucleus (Fig. 83); how at first they all lie near the nucleus, but later, many move away and spread over the periphery of the oöcyte. We will first briefly take up these nuclear-like bodies and then the oöcyte.

The origin of these bodies is not clear; BLOCHMANN (3) described them as budding off from the nucleus, and STUHLMANN (27) as forming from small concretions near the nucleus; while BLOCHMANN's explanation appears very propable I am unable to prove it, not having, in the very many nuclei examined, ever seen any appearance of budding. During the formation of the bodies the membrane of the nucleus remains fairly regular until after most, if not all, of them have been formed. I see no other explanation for their origin it not being very probable that they come from the yolk-nucleus which is present in the young oöcyte, when these bodies are being formed (Fig. 78), but which is not seen in the older oöcytes. Any other explanation does not occur to me and I think, although no proof can be shown for it, that they originate from the nucleus.

In an oöcyte 0,05 × 0,08 mm in size a great number of these bodies are found around the nucleus (Fig. 92); they all have the same structure but vary considerably in size. When they begin to spread over the surface of the oöcyte they are found only at its distal end (Fig. 57) but later can be seen at any place on the surface (Fig. 84). When such a distribution has taken place, many of them still remain near the nucleus. After the elongation of the oöcyte its nucleus, as has been found for other Hymenoptera, lies near its distal end which is the part nearest the nurse chamber. When the nucleus of the oöcyte becomes irregular in shape, the same is true for many of these bodies (Figs. 95, 96 and 98); their contents becoming less darkly stained. The one or two darkly staining nucleoli each contains, remains, but the strands and the chromatin granules loose their distinctness and in part disappear. These small bodies, as well as the oöcyte nucleus, are present in the oldest oöcyte examined, one 0,24 × 0,47 mm.

Just as we are unable to give definitely the origin of these bodies, so are we unable to state positively what is their function; it may be that a further study of the oöcyte will make this clear. The only explanation I can offer for their presence might be more plausible if they were found in other than Hymenopterous insects, (KORSCHELT [18] *Musca?*). When one studies a longitudinal section of an oöcyte of *Polistes* after a large amount of deutoplasm has

been formed, it will be noticed that it is not equally distributed but occupies the central portion. On the surface of the oöcyte there is a rather dense finely granular layer free from deutoplasm; at the distal end of the oöcyte there is a cone shaped mass of the same substance, the base of the cone is at the end of the oöcyte its apex extending down towards its middle and sometimes passing nearly through the oöcyte (Figs. 84, 86 and 88, dotted lines). The basal part of this cone corresponds to that part of the oöcyte which lies nearest the nurse-cells and where the greatest activity is taking place. Those parts of the oöcyte which are free from deutoplasm, peripheral part and distal cone, contain these small nuclear-like bodies and it may be they have something to do with this activity helping to change the contents of the nurse cells into a substance suitable for the oöcyte.

The nucleus from an oöcyte having a diameter of 0,07 mm contains a nucleolus, one or more masses of achromatin in which are many darkly staining chromatin granules and an irregular reticulum in which are small lightly staining bodies. Such an oöcyte nucleus (Fig. 93) taken from the ovary of a nearly mature wasp- not its oldest oöcyte- is similar to what we have already found in the oldest oöcyte of a younger stage (Fig. 77 and 80). The nucleus still retains its regular form (Fig. 93) as do also the small nuclear-like bodies near it. In older and larger oöcytes we notice an irregularity in form and a change in structure (Fig. 94). The achromatin mass in this nucleus, from an oöcyte 0,12 $\times$ 0,15 mm, stains with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin very darkly so that no darker granules can be distinguished in it. The nucleolus is darker and often contains one or more vacuoles. With the growth of the oöcyte the form of its nucleus becomes irregular; the large irregular mass and the nucleolus remain, the irregular beaded strands break up and a fine fibrillar mass appears in the central part of the nucleus: here and there are short beaded rods, whether these latter are only a stage in the distintegration of the strands or new structures which may play a further part in the history of the egg, we are unable to say, as here our present investigation stops.

We have already noted the presence of a chromatin ring (GIARDINA [8]), in the cells. This occurs quite early in the development, being seen in larval stages, but disappear shortly after synapsis. It is a small, darkly staining ring which lies between two adjacent cells; two may be found between the same cells (Fig. 101) or the

single one often appears split (Fig. 50). We are unable to offer any explanation as to its origin or fate but merely record its presence in *Polistes*. In early larval stages it seemed that its origin could be traced from a solid body (yolk-nucleus?) the central part of which dissolving left the ring. Some bodies with lighter central parts were seen but not enough to give any surety of the development of the rings in this way. They appear to be present in the center of the cell (Fig. 100) but this is, we believe, due to the different view we have of them. Two dividing cells were also found which showed a ring between them (Fig. 99), and from one pole of each mitotic figure a fibril passed to the ring.

Summary.

In the embryos and very early larvae each gonad is a synctium with a number of nuclei similar in structure. Very early in larval life cell boundaries appear.

The ovarian tubules develop; they at first contain cells similar in structure but differing in size, the largest being in the proximal half of each tubule.

Each ovarian tubule when first formed, ovary A, has a distal half, in which the cells and their nuclei are elongated, and a proximal half, where they are larger and rounder. This distal part becomes proportionately smaller and smaller; the cells in it never show the variations in structure that are seen in those of the proximal part.

In older larvae, ovaries A and B, we find each tubule of three parts; a distal portion in which the cells are very similar in structure, a median portion, where are found the differentiating oöcytes and nurse-cells, and a proximal part, that becomes the oviduct. At the boundary, not real, between the first and second parts most of the cells change from undifferentiated ones; as growth goes on, this boundary is found nearer the distal end of the tubule, i. e. the relative size of the median part increases, of the distal part, decreases.

As the ovarian tubules grow, the cells in the distal part remain the same; those in the middle portion change in size and in nuclear structure and we can distinguish between oöcytes and primitive nurse-cells, ovaries C and D. The latter cells pass through a number of divisions. As growth goes on these two kinds of cells become more and more unlike.

After the repeated division of the primitive nurse-cells have ended, the nuclear structure of all the nurse-cells is similar. For

a time they do not change and then, as growth goes on, the nucleoli increase in number. They do not again change their structure until broken up and absorbed by the oöcytes.

The oöcytes pass through synapsis out of which comes long beaded threads. These break up, the contained chromatin granules remaining together in small achromatin masses. A nucleolus has appeared, which, after filling with vacuoles, becomes smaller.

Small nuclear-like bodies have earlier appeared around the nucleus. These increase in number and many of them pass to the periphery of the oöcyte.

Mitosis occurs in the epithelial and primitive nurse-cells. After the oöcytes have differentiated as such, they do not divide.

Berlin, im August 1906.

Bibliography.

1. E. Bessels, Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Vol. XVII. 1867.
2. F. Blochmann, Über die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verh. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Vol. III. 1884.
3. —— Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschr. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg. 1886.
4. A. Brandt, Über die Eiröhren der Blatta (Periplaneta) orientalis. Mem. l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg. Vol. XXI. 1874.
5. —— Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.
6. J. Carrière u. O. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Abh. Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. der Naturf. Vol. LXIX. 1897.
7. C. Claus, Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. Diese Zeitschrift. Vol. XIV. 1864.
8. A. Giardina, Origine del' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschrift für Anat. und Phys. Vol. XVIII. 1901.
9. —— Sui primi stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle di sinapsi. Anat. Anz. Vol. XXI. 1902.
10. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Anat. Vol. XVIII. 1903.
11. —— Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb. Vol. XXII. 1905.
12. K. Grünberg, Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Vol. LXXIV. 1903.
13. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines. Diese Zeitschr. Vol. LIV. 1892.



14. L. F. HENNEGUY, Les Insectes. Paris 1904.
15. R. HEYMONS, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. Diese Zeitschr. Vol. LIII. 1891.
16. —— Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.
17. T. HUXLEY, On the agamic reproduction and morphology of Aphis. Trans. Linn. Soc. of London. Vol. XXII. 1859.
18. E. KORSCHELT, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Vol. XLIII. 1886.
19. E. KORSCHELT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1902, 1903.
20. F. LEYDIG, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Vol. XXXIII. 1866.
21. —— Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Vol. III. 1889.
22. J. LUBBOCK, On the ova and pseudova of insects. Phil. Trans. Vol. CXLIX. 1860.
23. H. LUDWIG, Über die Eibildung im Thierreich. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Inst. in Würzburg. Vol. I. 1874.
24. H. MEYER, Über die Entwicklung des Fettkörpers; der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtstheile bei den Lepidopteren. Diese Zeitschrift. Vol. I. 1849.
25. W. PAULCKE, Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (Apis mellifica). Zool. Jahrb. Anat. Vol. XIV. 1900.
26. A. SCHNEIDER, Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beitr. Vol. I. 1885.
27. F. STUHLMANN, Die Reifung des Arthropodeneies. Ber. d. naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Br. Vol. I. 1886.
28. C. TÖNNIGES, Beiträge zur Spermatogenese und Ovogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. Vol. LXXI. 1902.
29. A. WEISMANN, Die Nachembryonalentwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Diese Zeitschrift. Vol. XIV. 1864.
30. W. M. WHEELER, The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph. Vol. III. 1889.
31. H. v. WIELOWIEJSKI, Über den Bau der Insektenovarien. Zool. Anz. Vol. IX. 1886.
32. —— Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arbeiten aus dem Zool. Inst. zu Wien. Vol. XVI. 1905.

Explanation of Plates.

All figures drawn with a camera-lucida.

In many of the cells the boundaries have been drawn to show comparison in size but the cytoplasm has not been filled in.

Each ovarian tubule is divided into three parts; *t*, the most distal of the



three parts; *ov*, the middle piece; *odt*, the proximal portion which later develops into the oviduct. Numbers in the tubules represent positions from which correspondingly numbered cells or nuclei have been taken.

The arrow points towards the distal end of the tubule.

Plate XII.

Fig. 1. Section showing part of a gonad, from an embryo 1,35 mm long. The reproductive organ is here a synctium with the contained nuclei all of the same structure. × 1600.

Fig. 2. Enlarged view of a nucleus from the same gonad. × 2500.

Fig. 3. The proximal half an ovarian tubule from a larva 2,6 mm long. × 1600.

Fig. 4. One of the largest cells from the same tubule. × 2500.

Fig. 5. Dividing cell from the gonad of a larva of about the same age as figure 3. × 2500.

Fig. 6. Ovary A. Ovarian tubule from a larva 7 mm; length of tubule 0,275 mm. × 100.

Fig. 7. Two cells from ovary A; *a*, cell from the proximal; *b*, cell from the distal part of the tubule. × 1600.

Fig. 8. Group of six attached cells, from ovarian tubule of a larva 13 mm in length. × 850.

Fig. 9. Ovary B. Ovarian tubule from a larva 16,5 mm long; length of tubule 0,6 mm. × 100.

Fig. 10. Cell from position 10 in ovary B. × 1600.

Fig. 11. Another cell from the same ovarian tubule, taken from place at number 11. Line to right represents wall of tubule. × 1600.

Fig. 12. A third cell from the same tubule, taken from position 12. × 1600.

Fig. 13. Ovary C. An ovarian tubule from a full grown larva which has just enclosed itself for pupation. × 100.

Fig. 14. A small part of ovary C near the distal end, showing three cells which reach across the tubule; from place designated by number 14 in preceding figure. × 1600.

Fig. 15. Young oöcyte nucleus, from point 15 in ovary C. × 1600.

Fig. 16. Group of cells from same ovary, taken from place indicated by 16. × 1600.

Fig. 17. A cell from position 17 in ovary C. × 1600.

Fig. 18. Ovary D. The proximal portion of an ovarian tubule from a wasp after pupation has begun. Bracket *T*, represents that part which is enlarged in the following figure. × 100.

Fig. 19. Portion of ovary D shown in preceding figure by bracket *T*. This is the proximal end of the distal portion of the tubule, and the distal end of the median portion. × 500.

Fig. 20. A cell, median in position, from point 20 of figure 19. × 2000.

Fig. 21. A nucleus from a nearby marginal cell, from place 21 in figure 19 × 2000.

Figs. 22, 23 and 24. Three primitive nurse-cells all taken from figure 19 at places with corresponding numbers. × 2000.

Fig. 25. Nucleus of a young oöcyte taken form position 25 in figure 18. × 2000.



Fig. 26. Ovary E. Ovarian tubule from a young pupa. The long distal part, *t*, contains throughout most of its length undifferentiated cells. × 100.

Fig. 27. Three cells from the terminal portion of Ovary E; taken from position 27 in preceding figure. × 1600.

Fig. 28. Two nuclei, *a*, from oöcyte, *b*, from primitive nurse-cell. Taken from position 28 in figure 26. × 1600.

Fig. 29. Same a little further down the tubule, position 29. × 1600.

Figs. 30, 31 and 32. Three cells, the first a primitive nurse-cell and the other two developing nurse-cells. All from Ovary E at places represented by corresponding numbers. × 1600.

Figs. 33, 34 and 35. Mitotic figures from developing nurse-cells; from the middle part, *oo*, of ovary E. × 1600.

Fig. 36. Nucleus of an epithelial cell from position 36 in figure 26. Line to right represents wall of the tubule. × 1600.

Fig. 37. Ovary F. Part of an ovarian tubule from a pupa; the lines *x—x* and *z—z* represent the boundaries of its middle portion, *ov*; only a small piece of the other two parts, distal and proximal is shown. × 100.

Fig. 38. Cell from near the base of the distal portion of the tubule, from position 38 in ovary F. × 2000.

Fig. 39. Two nuclei from the distal end of the median portion; from place 38 in figure 37. *a*, of oöcyte, *b*, of primitive nurse-cell. × 1600.

Figs. 40, 41 and 42. Three primitive nurse-cells, the last one just after division. Taken from places in ovary F represented by corresponding figures. × 1600.

Fig. 43. Young oöcyte with beaded chromosomes; from position 43 in figure 37. × 1600.

Fig. 44. Same a little older, first before synapsis. × 1600.

Fig. 45. Oöcyte and nurse-cells from position 45 in ovary F. *a*, oöcyte in synapsis; *b*, fully developed nurse-cell after division has entirely ceased. × 1600.

Fig. 46. The oldest oöcyte and nurse-cell in ovary F. *a*, oöcyte, *b*, nurse-cell. × 1600.

Plate XIII.

Fig. 47. Ovary G. Two nuclei, *a*, oöcyte, *b*, primitive nurse-cell from older tubule; from position corresponding to figure 40 in ovary F. × 1600.

Fig. 48. Oöcyte nucleus, *a*, and primitive nurse-cell, *b*, from position slightly proximal to the last. × 1600.

Fig. 49. Primitive nurse-cell in chromosome stage; from ovary G. × 1600.

Fig. 50. Oöcyte in chromosome stage; to the left part of another oöcyte, and between the two, a double chromatin ring. × 1600.

Fig. 51. Oöcyte, *a*, and nurse-cell, *b*, from proximal end of the middle portion of ovary G. × 1600.

Fig. 52. Ovary H. Part of the middle portion of an ovarian tubule in which the first chamber is being formed. Proximal to the oldest oöcyte, 56, is the beginning of the oviduct. *Syn*, region in which synapsis occurs. × 200.

Fig. 53, 54 and 55. Three oöcyte nuclei from positions represented by same figures in ovary H. × 1600.

Fig. 56. Oldest oöcyte in ovary H. Only a small amount of cytoplasm in the neighborhood of the yolk-nucleus has been drawn. × 1600.

Fig. 57. Ovary I. An ovarian tubule from a wasp six or eight hours after it has left its cell. *Syn*, position of the synapsis nuclei. The nurse-cells of the oldest chamber only, are drawn in, all cells distal to this are oöcytes. ⨯ 100.

Fig. 58. Nucleus of one of the epithelial cells which are found in the nurse chambers; from position 58 in preceding figure. ⨯ 1600.

Fig. 59. Three follicle cells from oldest egg chamber, position 59 in figure 57. The three nuclei are not from adjacent cells but show a resting nucleus, one preparatory to division and one in mitosis. *x*, designates that surface of the cells which lies nearest to the oöcyte. ⨯ 850.

Figs. 60, 61 and 62. Three nurse-cell nuclei from ovary I, at positions represented by corresponding numbers in figure 57. ⨯ 1600.

Fig. 63. Half of a nurse-cell from proximal part of the oldest nurse chamber. ⨯ 850.

Fig. 64. Three oöcyte nuclei *a*, *b* and *c*, and one nurse-cell nucleus, *d*, from place 64 in ovary I, just distal to the synapsis nuclei. The four nuclei are not so close together as in the drawing but were found within a very short distance of each other. ⨯ 1600.

Fig. 65. Oöcyte nucleus in synapsis, from position *Syn*, in ovary I. Between this and an adjacent oöcyte is a chromatin ring; enough cytoplasm has been drawn to show the darkened portion within the ring. ⨯ 1600.

Fig. 66. Oöcyte nucleus just proximal to those in synapsis. ⨯ 1600.

Fig. 67. Part of oöcyte in ovary I, showing the nucleus and the small nuclear-like bodies. ⨯ 850.

Fig. 68. Nucleus and three of the small bodies from the oldest oöcyte in ovary I. ⨯ 850.

Fig. 69. Ovary J. Part of an ovarian tubule, from the undifferentiated cells to part where the cells are grouping preparatory to chamber formation, from an older ovary than the last. ⨯ 400.

Fig. 70. Four dividing cells from position 70 in ovary J. ⨯ 1600.

Fig. 71. Two oöcytes just distal to the synapsis nuclei. In one the contraction of the strands towards one side of the nucleus, has begun. Just enough cytoplasm has been drawn to show the darkened part in the chromatin ring. Ovary J. ⨯ 1600.

Fig. 72. Oöcyte nucleus just proximal to those in synapsis. Ovary J. ⨯ 1600.

Fig. 73. Two oöcytes, *a*, and one nurse-cell, *b*, further down the same tubule. ⨯ 1600.

Fig. 74. Surface view of oöcyte nucleus. Ovary J. ⨯ 1600.

Fig. 75. Oöcyte nucleus in which the beaded threads have commenced to break up; from position 75 in ovary J. ⨯ 1600.

Fig. 76. Oöcyte nucleus showing nucleolus and the irregular masses containing the chromatin granules. ⨯ 1600.

Fig. 77. Oöcyte nucleus from position 77 in ovary J. ⨯ 1600.

Fig. 78. Oöcyte with accompaning nurse-cells at beginning of chamber formation. Among the nurse-cells are a number of epithelial; some of these are also around the oöcyte. ⨯ 500.

Fig. 79. Chamber a little older than the last. The epithelial cells have formed a narrow girdle around the oöcyte. ⨯ 500.

Fig. 80. A still older chamber. ⨯ 500.



Fig. 81. Epithelial cell from position 81 in last figure. ⨯ 2000.

Fig. 82. Nucleus of epithelial cell from position 82 in figure 80. ⨯ 2000.

Fig. 83. Two of the small nuclear-like bodies from near the oöcyte nucleus of figure 80. ⨯ 2000.

Plate XIV.

Fig. 84. One nurse-and one egg-chamber. From the oöcyte, a process, extends into the nurse chamber. Distal in the oöcyte is the nucleus and near it and on its periphery the small nuclear-like bodies are seen. The proximal end of the oöcyte shows the strand which extends from the oldest oöcyte chamber (Paulcke), Oöcyte, *oöc*, 0,08 ⨯ 15 mm. ⨯ 100.

Fig. 85. One of the proximally situated nurse-cells from the nurse chamber of last figure. Cell diameter 0,03 mm. ⨯ 400.

Fig. 86. Nurse chamber and part of an egg chamber, *oöc*. The breaking up of the nurse-cells is noticed in the partial disappearance of their boundaries; the cells no longer fill out the chamber. The opening between the two chambers is seen. Size of oöcyte 18. ⨯ 47 mm. ⨯ 100.

Fig. 87. Single nurse-cell from nurse chamber of preceding figure. The cell boundary is drawn more regular than it should be. ⨯ 400.

Fig. 88. Nurse chamber and parts of two egg chambers, *oöc*. The dotted line in the oöcyte (also in figures 84 and 86) shows the cone-shaped mass free from deutoplasm. ⨯ 100.

Fig. 89. One quarter of a nurse-cell nucleus from one of the nurse-cells of preceding figure. ⨯ 400.

Fig. 90. Parts of two egg chambers, *oöc*, and between them the nurse chamber, with only three nurse-cells, which belongs to the lower one. ⨯ 100.

Fig. 91. Part of an egg chamber, *oöc* and two nurse chambers between which a few epithelial cell nuclei can be seen; these represent all that is left of the missing egg chamber. ⨯ 100.

Fig. 92. An oöcyte nucleus with the surrounding nuclear-like bodies from an oöcyte 0,05 ⨯ 0,08 mm. The contents of only a few of the small bodies have been filled in. ⨯ 1600.

Fig. 93. Nucleus and one of the small bodies from an oöcyte 0,07 mm in diameter. ⨯ 850.

Fig. 94. Same from an oöcyte, 0,12 ⨯ 0,15 mm. ⨯ 850.

Fig. 95. Same from an oöcyte, 0,14 ⨯ 0,24 mm. ⨯ 850.

Fig. 96. Same from an oöcyte, 0,20 ⨯ 0,36 mm. ⨯ 850.

Fig. 97. Same from an oöcyte, 0,18 ⨯ 0,47 mm. ⨯ 850.

Fig. 98. Same from an oöcyte, 0,29 ⨯ 0,47 mm. ⨯ 850.

Fig. 99. Two dividing cells with the chromatin ring between them. ⨯ 1600.

Fig. 100. One oöcyte, *a*, and one nurse-cell, *b*, from position just distal to the synapsis nuclei. Oöcyte with two rings. ⨯ 1600.

Fig. 101. Oöcyte in synapsis showing two of the chromatin rings between it and neighboring cells. The darkened cytoplasm extending through the ring has been drawn. ⨯ 1600.

The early History of the cellular elements of the Ovary of a Phryganid, Platyphylax designatus Walk.

By

Wm. S. Marshall
University of Wisconsin, Madison. Wisc. U.S.A.

(From the Zoological Laboratory, University of Berlin.)

With Plate XV and XVI.

The larva of *Platyphylax designatus* can be obtained throughout the year in some springs in the vicinity of Madison, Marshall and Vorhies (26); the pupae are very easy to get, and the imagoes may readily be caught if one visits the springs during the few days they are alive. My material was all obtained at this place and the work on the following paper done in the Zoological Laboratory of the University of Berlin. I desire to thank Prof. F. E. Schulze for the use of the laboratory and library of the Zoological Institute.

The principal preserving fluid used was Flemming's, both weak and strong; a modification of Gilson's and Hermann's solution were also used. Flemming's triple stain and Heidenhain's iron-haematoxylin I made use of more than any other stains, but sections were stained with a number of the commoner fluids, and with safranin alone; this last, when well washed out, gave very beautiful results.

The question concerning the origin of the cellular elements of the ovary has been discussed by many who have worked with the ovaries of different insects; such good reviews can be found in the works of Korscheit (22), Gross (11) or Henneguy (17) that it seems superfluous to repeat the subject here. The discovery of nuclei and cells within the ovarian tubule occurred long ago; then came the question as to the origin of the different cellular elements, a question on which nearly every one who has worked on the subject has had something to say. Workers like Huxley (20), Lubbock (25) and

CLAUS (6) gave, many years ago, a clear solution of the problem; to this short list might be added many more. These views have not been held by all and there have also been many who have given different ones as to the origin of oöcyte, nurse and epithelial cells. At present the question is that concerning the origin of the epithelial cells; do the cells, as many believe, all have a similar origin, or do these originate differently than do the oöcytes and the nurse-cells, HEYMONS (18), GIARDINA (8), GROSS (11).

It seems hardly necessary to enter here into a review of the work which has been done on the later maturation of the egg and the subject of tetrad formation. In neither of the cells which here in *Platyphylax* form paired chromosomes and have a rather doubtful tetrad formation, has the work been carried on to the following division. This in the nurse-cells would of course be impossible as they do not again divide, and their history, where we leave it, is almost ended. With the oöcyte one would have to carry on the observations through the formation of the polar bodies, a work we have not undertaken. The tetrad formation is in *Platyphylax* rather doubtful, some of the paired chromosomes undoubtedly breaking up without passing through this stage or, if reached, it is only one step in their disintegration. Our account of their formation is, in general, similar to that of RÜCKERT, HÄCKER and VOM RATH.

Historical.

Very few groups of insects have received less attention from entomologists than have the Phryganeidae, and when one endeavors to find papers treating of the anatomy or histology of the reproductive organs, there is very little to be found. The only papers I have been able to find which, in this group of insects, would be of any comparative interest with our subject are those by BRANDT (3), STUHLMANN (36) and STITZ (34).

BRANDT'S (3) work has here and there a mention of the ovary of *Holostomis phalaenoides*, the principal caddis-fly he studied; he was unable to find an epithelial layer around that part of the chamber in which were the nurse-cells, and noted, correctly, that these same cells become spindle shaped around the old oöcyte. His figure of an ovarian tubule of *Holostomis* shows very little cellular structure. At one place he says »An den voluminösen und grobkörnigen Dotterbildungskeimbläschen von *Holostomis* konnten die Keimflecke weniger überzeugend zur Anschauung gebracht werden.«

Stuhlmann (36) figures (Plate VII, Fig. 113 and 114) two chambers of the ovary of *Anabolia*; one of these a young and the other an old one. The structure of the nuclei is not well given, but in the younger oöcyte, »Im Keimbläschen ist ein größerer Nucleolus und einige Granulationen sichtbar, welche wohl als Reste des Kerngerüstes anzusehen sind«. In the oldest oöcyte the nucleus is represented by a small irregular mass in one corner. The nurse-cell nuclei are all regular in outline. He called attention to the similarity of these tubules to those of the Lepidoptera.

Stitz (34) has very little to say about those parts of the ovary with which we are most interested. In the end chamber of *Phryganea striata* he found two kinds of nuclei; »Die Endkammer jeder Eiröhre zeigt im Innern zwei Arten von Elementen: eiförmige, oft gekrümmte Kerne, welche hell und feingranuliert sind, und kugelförmige homogen aussehende mit dunklem Nucleolus.« The first of these two kinds, becomes, further down the tubule, spindle-shaped, and they later become the nuclei of the epithelial cells; the second kind become the nuclei of the oöcytes and nurse-cells. In the terminal filament of *Molanna augustata* there were, near its end, both small and long nuclei, but further down these changed and were shorter and nearly round in outline.

Observations.

Ovary A. This ovary was taken from the youngest larva I had, and, while not as early a stage as I wished to commence with, it was impossible, without waiting at least an entire year, to procure any younger ones. A study of the many tubules of which this ovary is composed, shows that there is quite a variation in the development reached by the cells in different ones. As in *Polistes*, each ovarian tubule showed that the cells in its proximal end or in the middle, were more advanced than those at the distal end. When two tubules, one showing a further development than the other, were compared, it was noticed that the more advanced cells which the older tubule contained, were always present at or near its proximal end. Thus in the youngest tubule of this ovary no nuclei were found in which the spireme-thread was present; in the older ones on the contrary such a stage was found but never in the distal part of the tubule. Some of the youngest tubules showed, in each section, two to six cells in the nuclei of which the spireme-thread was forming; in all such sections these few cells were in the proximal end.

Any tubule (Fig. 1) from ovary A shows distally a well formed terminal filament, the cells of which, except at its very tip, are elongated and lie across the filament LEYDIG (24), PAULCKE (28). The nuclei within these cells are also much elongated; each contains a small nucleolus and a number of chromatin granules which are connected by achromatin strands (Fig. 2). Following the terminal filament is a large chamber, oval in outline, in which cells are found in different stages of development. These chambers differ somewhat in shape, due to the pressure of the neighboring ones, and we find them long and narrow, or shorter and thicker. Along the margin lie most of the smallest cells; they may show an epithelial-like arrangement, or, in many tubules, this may to a great extent be lost. It is not true that all marginal cells are small and have small nuclei, for we find, here and there, some on the margin as large as any in the central part of the chamber (Fig. 4 *c*). TÖNNIGES (37) has found that in Myriopods some of the epithelial cells of the wall of the ovary, grow to form undifferentiated cells, which may later develop to oöcytes, nurse- or follicle cells. Proximal to this chamber is a stalk which connects it to the long oviduct common to all the tubules of each ovary. In this early stage the stalk has a small lumen but the oviduct itself (Fig. 1 *odt*) is still solid. Of these latter parts no further notice will be taken, this account being confined entirely to the cells which lie between the terminal filament and the basal stalk, and from which develop the oöcytes, nurse- and epithelial cells. In both the stalk of the tubule and the oviduct there are many mitotic figures.

From this ovary, A, we shall select two tubules, one of the youngest (Fig. 1) and one of the oldest (Fig. 8), and describe the different kinds of nuclei the cells in each contain. In most, but not all, of the sections through any of the tubules are a few mitotic figures; they may occur in any part but are more numerous near the margin.

In the youngest tubule (Fig. 1) are a number of cells with nuclei showing different structures but there are not so many kinds as will be found in later stages. In the distal region we find the greatest amount of similarity in their structure, but even here the cells differ much in size and also in the contents of their nuclei. Some of the cells lying at this region along the margin show, from their nuclear structure, a great similarity to the cells of the terminal filament; these represent the youngest stage. In *Polistes* we have shown that

the gonads of the embryo and youngest larvae contain nuclei which are all similar (HENKING [16]). We believe that in *Platyphylax* the same would be true and that this kind of nucleus would be the only one found in the very young larvae. These undifferentiated cells (Figs. 3, 4 and 5 *a*) have either an oval or sperical nucleus; in this there is a single achromatin nucleolus, a number of small chromatin granules connected by achromatin strands. These cells and their nuclei grow; the first change we notice in their structure is an increase in the size of the chromatin granules which become very prominent (Figs. 3 and 4 *b*). Cells with such nuclei are mostly in the distal half of the tubule. The chromatin granules become in many so prominent as to appear, from a surface view, to nearly fill the nucleus. They are mostly peripheral in position and are nearly square in shape. The large achromatin nucleolus is present, the strands are not so noticeable but a little achromatin matter lies around each chromatin granule and can be seen extending some little distance from many of them. Whether the strands really in part disappear or are hidden by the large chromatin granules I am unable to say. There are many nuclei with both large chromatin granules and prominent achromatin strands, but these we believe to be the next stage. Such nuclei (Fig. 5 *c*) we find at almost any place, except the proximal end, in this tubule. They show quite distinctly a small achromatin mass around each chromatin granule and these are all distinctly connected to each other by strands of the same material (Figs. 4 and 5 *c*). Any of these nuclear structures we can find in cells at the margin or in the center of the tubule, although certain of them, *a* and *b*, are more abundant in the former region. In fact these two stages we never find at any distance from the margin except in the distal part of the tubule. In most of these early stages the nucleolus is quite prominent, and in many (Fig. 6) reaches, relatively, a very large size. We find that nuclei of the same size may have a large or a small nucleolus, but we were unable to distinguish any relation between relative size of nucleus and its nucleolus, to the stage of development. In darkly stained slides the nucleolus would be dark, but when the stain had been well washed out of the section, it either had no color at all or a very slight tinge; in all these sections the chromatin granules were dark.

With the increase in distinctness of the strands we find a decrease in the size of the chromatin granules, they become small and loose their regularity of position within the nucleus. This tubule

also shows a more advanced stage, represented however by few cells and these at the proximal end. In these (Fig. 7) the former large chromatin granules have entirely disappeared and the strands have become quite regular. In these nuclei are seen a number of dark and of light granules; the former are the ends of the strands, seen in real or optical section, the latter represent the beginning of a beaded structure which becomes more noticeable in older stages.

The second, more advanced, tubule from ovary A (Fig. 8) shows, even under a low power, quite a difference from the one we have described. At the distal end, and along a part of the margin, are a number of cells with nuclei very similar in structure to those we found present in the younger tubule. We find some which are similar to those we have designated as the youngest, undifferentiated, stage; others are also present with large prominent chromatin granules (Fig. 9 *b*) and some in which these have begun to disappear and the chromatin strands to become more distinct. As development goes on the chromatin granules decrease in size and regularity of position and the strands, which before this were prominent, begin to show a beaded appearance (Fig. 9 *c*). In larvae of *Bombyx* GRÜNBERG (12) observed that the oogonia lying nearest the oviduct, changed the original arrangement of their chromatin and form a spireme. After the disappearance of the chromatin granules, beaded strands are all that we notice, except the nucleolus, within the nucleus (Figs. 11, 12 and 13). Along the margin some cells show, by the structure of their nuclei, that they are not so far advanced.

In all the tubules of this ovary there are found a few cells which are larger than any of the others (Fig. 14). These apparently pass through the same stages as the others and can be found in any of those we have so far described. At first it seemed possible that these were the oöcytes, which, in the later stages, will be seen to be larger than the nurse-cells, although their nuclei show but a slight, if any, difference in size. This explanation seemed very good but when we came to study the older stages we failed to find a few cells larger than the others. It seems more likely that there is a considerable difference in the size of the cells, and that the few largest are, from their size, more noticeable than the others.

We notice, in this youngest larva, that there are many different nuclear structures but that they are all very similar to some one of the several we have described. The first differentiation of the cells has here taken place, and we find that they all come under one of two

groups; 1st, cells with nuclei similar to those of the terminal filament; 2nd, those with nuclei very different from this in structure, but which we believe have come from nuclei similar to the first group. Of the first group there is little to be said. We meet them again in all the stages we study, and, in the pupa, cells with similar nuclei form the epithelial layer. These undifferentiated cells show no further change in nuclear structure but, increasing in number by mitosis, form the follicle around the oöcyte and the thin epithelial layer of the nurse cells. While the second group shows many different nuclear structures the cells all pass through the same development; as yet they show no indication of their future fate.

Mitosis occurs throughout this ovary and the question at once arises, do these cells, in their development from undifferentiated ones and after they have reached the second group mentioned above, pass through one or two divisions, or, are the dividing cells only the undifferentiated ones increasing in number. This is a difficult question to answer. From our study of *Polistes* we found that at one time all nuclei within the gonad were similar in structure; as the gonad grew these nuclei increased in number, dividing mitotically. The same is undoubtedly true for *Platyphylax* at corresponding stages. In the older larvae and pupae of *Platyphylax* we fail to find nearly so many dividing cells as in this stage. If the cells we have just been describing, those of the second group, passed through one or more divisions we must have found in some of the many ovaries examined, a zone containing many cells in mitosis, or else some region, as that of synapsis, where a number of dividing cells would occur together. This we do not find, and we hold that after the oöcyte or nurse-cell has started on its development from an undifferentiated cell, it does not divide. This we did not find true for the nurse cells of *Polistes* where a number of divisions take place. In the two insects the conditions however are different. In *Polistes* the number of nurse-cells accompaning each oöcyte is much greater, as is also the number of eggs each ovarian tubule produces. In *Platyphylax* the eggs are all laid in a very short period, but in *Polistes*, this period is very much longer and the eggs in the ovary are continually growing.

Ovary B. This ovary shows a considerable advance over what we found in the last one and its oldest cells are much further developed. If we take any section which passes longitudinally through

the center of a tubule, we can trace in it nearly the entire history of the cells, from their first change from an undifferentiated cell, to the stage when they have the paired chromosomes as possessed by all young oöcytes and nurse-cells. All these last mentioned, here the oldest, cells have similar nuclei, and it has been impossible, in this tubule, to distinguish between oöcyte and nurse-cell; at a little later stage this can be done by the size of the former. We shall see later that when the group of oöcyte and accompanying nurse-cells are first formed they show no difference in nuclear structure.

Distally in this tubule (Fig. 15 *a*, *b* and *c*) we find the same nuclear structure present that we found in the younger ovary. Only a few undifferentiated cells (Fig. 15 *a*) are present, and these are, with few exceptions, found on the margin. In most of the cells at this end the nucleus shows a number of large chromatin granules, and this stage is here much more prevalent than any other. These are of exactly the same structure as we found in ovary A (Figs. 3, 4 and 5 *b*); each has an achromatin nucleolus and a number of large, rather square, chromatin·granules (Fig. 16 *b*) around each of which lies a small mass of achromatin. The next stage, that in which the achromatin strands become prominent, is found scattered in among these last and also lying proximal to them (Fig. 15 *c*). During this change many of the strands show a beaded structure even before the chromatin granules have decreased very much in size (Fig. 16 *c*). We find that, as the chromatin granules disappear, the beaded strands become more and more prominent until, when the spireme-threads have formed, there is nothing left of the former (Fig. 20). A somewhat similar spireme-thread stage is figured by GRÜNBERG (12) for *Bombyx mori* and he says that all »Keimzellen« nuclei pass through it. He describes the thread as at one time beaded. A beaded spireme-thread has been found by STSCHELKANOVZEW (35) for *Aphis rosae.*

At about the middle of the tubule (Fig. 15 *c*) we find a number of nuclei in synapsis; these are at once distinguished by their structure and their staining darker than in the last stage. Neither PAULCKE (28) for *Apis*, nor GRÜNBERG (12) for *Pieris*, could find any cell boundaries during synapsis as we find them here in *Platyphylax.* The nucleolus is still present but generally hidden, it does not always lie at the pole towards which the threads have contracted. It is rather difficult to distinguish any difinite arrangement of the threads; most of them lie closely packed together and do not show such great regularity as GIARDINA (8 and 9) has figured for

Dytiscus and *Mantis*. The threads staining darkly makes it impossible to always distinguish their beaded structure (Fig. 21). After synapsis the threads become again distributed throughout the nucleus; at first they are quite thin and are beaded (Figs. 22 and 23). The cells that come out of synapsis develop to either oöcyte or nurse-cell (WOLTERECK [41]) but it is yet some little time before we can distinguish between them.

There now occurs a rather sudden change in nuclear structure the transitions to which we have not been able to determine; this is the change from the last stage (Fig. 23) to what we next find (Fig. 24). In this latter we see that the threads have become very much thicker and shorter, and that in each, two long, narrow chromosomes have appeared. These are thin, somewhat curved to follow the shape of the thread, and they stain quite darkly. In diagonally cut threads they naturally appear as two short rods. Contraction of the thread goes on, the chromosomes become shorter and thicker and increase in distinctness (Figs. 25 and 26). The position of the cells having such nuclei is shown (Fig. 15 *g*) and they are seen to lie further towards the proximal end than any we have hitherto described.

At least one quarter, the proximal, of this tubule, is occupied with cells whose nuclei show, that the contraction of the threads and chromosomes, is completed. Each piece of the former thread is now nearly square and contains a pair of short chromosomes (Fig. 27). The nucleolus is still present and remains unstained entirely or only slightly tinged.

Ovary C. This larval ovary shows very distinctly the grouping of the oöcytes with their accompaning nurse-cells; no chambers are yet formed, nor do we find that the two or three oldest oöcytes, are arranged behind each other in the tubule as in older stages. In the section of the tubule (Fig. 28) we have drawn, we see the proximal oöcyte lying in the middle, but other tubules from this same ovary showed, at this region, two lying side by side. The proximal half of the tubule is occupied by groups of oöcytes and nurse-cells, and in the distal half are cells which show the different, earlier stages, of development. Of these latter we will here say nothing the structure being similar to what has been described for ovary B, and nearly the same, as we find in a slightly older stage, ovary D, which we next take up.

The ovary we now describe, C, shows so well the change and

breaking up of the paired chromosomes in the nurse-cell nuclei, that we will speak of it at this place. The formation of the dyads, of their assuming a dumb-bell shape, and finally the tetrad formation, is very similar in the nurse-cells of *Platyphylax* to what GIARDINA (8) found in the same cells of *Dytiscus*. GRÜNBERG (12) also notices for *Pieris*, that the tetrads in the nurse-cell nuclei, break up into many small granules which finally fill the nucleus. In about the middle of the tubule each oöcyte has lying distal to it, or slightly at its side, a group of nurse-cells; in the nucleus of both kinds of cells there is, besides a large achromatin nucleolus, a number of small achromatin masses, remains of earlier threads, in each of which lies a pair of chromosomes. In the youngest group we have drawn (Fig. 29) the oöcyte is larger than any nurse-cell, but the structure of its nucleus is the same. As in all the groups the oöcyte nucleus remains unchanged (Figs. 29 to 33 *oö*), we need not speak of it but confine ourselves to that of the nurse-cells. A little older stage shows, that while there are some distinct paired chromosomes present, in the place of many of them there is an apparent tetrad formation (Fig. 30). Some of these are undoubtedly tetrads, but in others the appearance is due to the chromosomes each having the shape of a dumb-bell with a thin, bent handle, which is not always seen. A slightly older cell (Fig. 31) shows about the same structure, but we notice, that instead of paired rods or of tetrads, there are some groups of five or more small chromatin granules which have come from the breaking up of the paired chromosomes. Still a little later (Fig. 32) these paired chromosomes and tetrads entirely disappear, and in their place, we find small groups of chromatin granules, not of five or six, but more in number. Each group is entirely distinct from the others. The granules then spread throughout the nucleus until they occupy a position similar to what we find in the oldest nurse cell (Fig. 33) of this tubule; here the groups have become entirely lost and the chromatin granules spread throughout the nucleus GIARDINA (8), GRÜNBERG (12). They have increased very much in number, but only in part fill the nucleus, leaving in it large, empty spaces. As we have already said the first of these granules come from a breaking up of the paired chromosomes; whether the others come from those already formed or not we do not know. The number seen in older nurse-cell nuclei is too great to all be derived from a breaking up, or a separation, of the paired chromosomes. In the oldest nurse-cell nucleus of the next stage, ovary D, (Fig. 36)

we find a nearly similar structure. There are here however two nucleoli instead of one and, as in older stages, we always find them more in number, we judge that here this increase has begun. Here also we find the nucleoli always staining and they become the most prominent structures within the nurse-cell nucleus.

In ovary C, we have for the first time found that oöcytes and nurse-cells have become differentiated and many of them arranged in groups, each one of which will, in still later stages, form a chamber. In the youngest group we can here distinguish as such, we find that the only difference between oöcyte and nurse-cell, is in the larger size of the former; their nuclei are, both as to size and structure, alike. The paired chromosomes which both contain, are at first similar, but here in this larval stage, ovary C, those within the nurse-cell nuclei begin to change and from them come a large number of small chromatin granules. The single achromatin nucleolus of the nurse-cell nuclei persists throughout, but at a little later stage, ovary D, we always find more than one. While the nurse-cell nucleus has passed through these changes that of the oöcyte remains unchanged.

Ovary D. This larval ovary shows (Fig. 34) that it is somewhat older than the last; there are as yet no chambers formed but the three oldest groups of oöcyte and nurse-cells are arranged in the center of the tubule. In the last ovary we described the proximal half of the tubule, and, as in this one nothing different in cellular structure is shown, we shall confine the description to what is found in the distal part.

Here (Fig. 35) we find a more distinct epithelial layer than is generally seen. The cells composing it are in different stages of development: undifferentiated nuclei, *a*; some with large chromatin granules, *b*; and those in which the threads have begun to be formed, *c*. Of these the undifferentiated kind, *a*, are found along the margin and most of them close to the distal end of the tubule; the other two kinds are found both at, and away from, the margin. In the center different stages in the formation of the spireme-thread are seen and some nuclei in synapsis. The most proximal of all the nuclei are seen to have the paired chromosomes already formed. All of these nuclei have an achromatin nucleus.

Ovary E. This tubule (Fig. 7) is from the ovary of a pupa; it has five well developed chambers each with an oöcyte and the ac-

companying group of nurse-cells. These cells have increased very much in size; the epithelial cells have increased in number, and arranged themselves around the oöcyte and, indistinctly, around each group of nurse-cells. They also separate the chambers from each other, and a few may lie between an oöcyte and the nearest nurse-cells belonging to it.

Distally there is as usual a terminal filament; this is followed by a long, narrow end chamber which, by a slight indentation, is nearly divided into two parts. In this end chamber (Fig. 38) are found a few developing cells and a number of bodies we hold to be dead ones. These latter are of different shapes; each lies in a clear space and consists of a rather homogenous mass in which is a large, darkly staining body that, in most of them, has a distinct outline; in some however this is not so and the stained part goes over very gradually into the unstained mass. A few of these bodies are large and different consisting of a rough unstained mass in which no structure can be made out. The regular cells which are here present, show different stages in development from the undifferentiated cells, *a*, to those with large chromatin granules, *b*, and one, *c*, in which the strands are being formed. Near the proximal end of the tubule are two cells, *d*, in the nuclei of which the spireme-thread is already formed.

In the five chambers (Fig. 37) we notice, as we pass from the youngest to the oldest, that the proportion of each chamber occupied by the oöcyte increases, and that filled by the nurse-cells, decreases. The first, most distal, chamber shows five nurse-cells, the nucleus of each contains one or two rather large nucleoli and a great many small granules; these latter are connected by delicate achromatin fibrils. The nucleus of the oöcyte contains a few of the paired chromosomes we have already noticed. Epithelial cells lie around the oöcyte and a few are seen at the margin of that part of the chamber in which the nurse-cells lie. In this youngest chamber the cytoplasm of all the cells stains equally, but, in the older ones, the nurse-cells are darker than is the oöcyte.

The oöcyte of the second chamber may have either a round or a pyriform nucleus, the latter shape, when present, being due to a thick process which extends up between the nearest nurse-cells. In the three other chambers, the oöcyte becomes much flattened and is more rectangular in outline. In each of the four last oöcytes the nucleus contains a large nucleolus in which there are a number of

vacuoles. The paired chromosomes, present in the earlier stages, have disappeared, but the achromatin masses, former threads, are present and in each are one or more small chromatin granules, or rods; there are also very many smaller achromatin bodies free from these. All these parts are joined by achromatin fibrils. The outline of the oöcyte nucleus is generally irregular but not so much so as are most of the nurse-cell nuclei. Within the basal part of the oöcytes, are generally a number of round, dark bodies, which represent some product of the metabolism of the cell; in specimens preserved in Flemming, these are always black.

In all the four oldest chambers the nurse cell nuclei are very similar. Each contains a few large, irregular nucleoli, which stain darkly, a great many small granules, also staining, and achromatin fibrils connecting these. Many, but not all, of the nuclei are quite irregular in outline.

In the nucleus of each of the two oldest oöcytes, we find that a change has taken place which connects the younger ones we have described in other stages (Fig. 36), with the oldest one of the next ovary (Fig. 49). The nucleolus is present, containing two or three large and a great many small, vacuoles, which almost fill it, Dublin (7). Scattered throughout or occuring in groups are a great many small unstained bodies. A few of the largest of these still show within them a distinct chromatin spot or spots; this is all that is left of the earlier paired chromosomes. In the space left free from these bodies there is a delicate achromatin fibrillar mass.

In ovary C, we found that the paired chromosomes which are at one time similar in both oöcyte and nurse-cell nucleus, broke up into many pieces which became scattered throughout the nucleus. In the oöcyte nucleus this change was not seen but the structure of the oldest oöcyte in that stage was similar to the youngest (Figs. 29 to 33 *oö*). We now find in the pupa that, while the younger oöcyte nuclei still have the paired chromosomes in them, the oldest ones show a different structure. The change is not however similar to what we found in the nurse-cells nuclei. In an old larva one can find that a few of the paired chromosomes in the oöcyte nucleus have changed to tetrads (Fig. 36) but we doubt if they all pass through such a change. Each pair of chromosomes lies, as already described, in a small mass of achromatin, the remains of the contracted thread. As new achromatin bodies appear in the nucleus, some are always to be seen which are larger than the others, and,

in each of these, is a distinct chromatin rod or dot (Figs. 39 and 40) which is all that remains of the paired chromosomes or the tetrads. These we find persist through still older stages (Fig. 49). The history of the nucleolus in the oöcyte nucleus differs from that in the nurse-cell. Here in the oöcyte it does not change to a chromatin one, nor do we as a rule find oöcyte nuclei with more than a single one although some are seen with one large and one or two small ones. The nucleolus first changes by becoming filled with vacuoles and then, at a later stage (Fig. 49), decreases in size.

Ovary F. This tubule is from the ovary of a pupa. In a longitudinal section one can distinguish a small terminal filament, followed by an end chamber which, in very many tubules, is divided by a small indentation into two parts. The anterior of these contains a number of nuclei in early stages of development up to the formation of the paired chromosomes (Fig. 42). In the more proximal part are found oöcytes and nurse-cells which are already arranged in groups. Following this are the regular chambers (Fig. 41), small at first, but, as we pass down the tubule, the cells increase considerably in size and consequently the chambers themselves. In this tubule there are five well marked chambers, separated, in an external view, by indentations formed by a narrowing of the tubule. In section the chambers are also seen to be separated by elongated epithelial cells which extend across the tubule. Each chamber is divided into a distal part containing the nurse-cells, and a proximal portion within which lies the oöcyte; between these there is no distinct separating part. In all the chambers a well defined layer of epithelial cells surrounds the oöcyte, but, along the margin of that part in which lie the nurse cells, one sees only a few epithelial nuclei.

To show the relation of the cells to each other three views are given: 1st, (Fig. 42) most of the terminal filament and the distal portion of the end chamber; 2nd, (Fig. 43) the other, proximal, part of the end chamber; 3rd (Fig. 41) the remainder of the tubule showing the five chambers. The second and third of these drawings were from the same tubule, but the first from another one of the same ovary.

The terminal filament (Fig. 42) is composed of a single row of cells, these are nearly square at its tip but they narrow very much towards its base. The shape of the nuclei changes with that of the

cells; in structure they are similar to those we described (Fig. 2) from an earlier stage. Distally within the end chamber are a number of cells with undifferentiated nuclei (Fig. 42 *a*); their similarity, both to those occupying a like position in younger tubules (Figs. 4, 15 and 35 *a*) and to nuclei of the terminal filament, is noticeable. Other early stages are found in this region, those in which the chromatin granules are very large (Fig. 42 *b*) and also nuclei in which the achromatin strands are becoming prominent (Fig. 42 c). Whether all the most distally situated nuclei have cell boundaries or not is difficult to determine. Proximal to these cells is a group in whose nuclei the spireme-threads heve been formed (Fig. 42 *d*). These do not here show any variations, the threads stain but lightly, and they belong therefore to a stage previous to synapsis. Following these are some cells whose nuclei have very distinct paired chromosomes. In all these a chromatin nucleolus is present. The paired chromosomes lie in small achromatin masses. To the left in this figure are shown a few abnormal cells which are disintegrating, and have already lost their regular form and structure. Such bodies are found in many of the sections from ovaries of different ages, but not so abundantly in young, as in old ones.

The next part (Fig. 43) shows a few undifferentiated nuclei, which later become epithelial cells, and three groups of oöcyte and accompaning nurse-cells. The proximal of the three groups shows only four nurse-cells, the oöcyte belonging to these, not being in the section from which the drawing was made. Just distal to these three groups are a number of cells (Fig. 42) in whose nuclei are many paired chromesomes; here in the groups we also find a similar structure in the oöcyte nuclei, but see that in the nurse-cells they have begun to break up. This is here similar to what we described for the last stage. The paired chromosomes always disappear from the nurse-cells earlier than from the oöcytes.

The remaining and much the largest part of the tubule (Fig. 41), is composed of five distinct chambers which show a regular gradation in size. The oöcyte of each of the first two chambers sends a large blunt process up between the nearest nurse-cells (Fig. 44). The nucleus of this, the youngest, oöcyte shows the paired chromosomes still present, and with these a large achromatin nucleolus. In the next oldest oöcyte this is not the case (Fig. 46), the paired chromosomes have nearly disappeared as such, and in their place an irregular chromatin rod or small mass is seen. In still the next oldest oöcyte

(Fig. 47) this change is shown more clearly and in each achromatin mass we still find, instead of the paired chromosomes, the small pieces as in the last. Loose achromatin fibrils become, in this stage, more distinct. Here will be noticed a difference in the fate of the paired chromosomes in the oöcytes and in the nurse-cells. In the former we have just learned that, still remaining in the original achromatin mass, they break up into a few small pieces which remain in the original position. In the nurse-cell nuclei we found that this reaking up occurs earlier, and the resultant pieces become scattered throughout the nucleus.

In many of the nurse-cells of these chambers we find that the nucleus shows an irregular form; this may be a general irregularity over the entire surface (Fig. 48), or one or more deep indentations at one place (Fig. 46). This has to do with the secretory activity of the nurse-cells of which we will speak later.

Concerning the epithelial cells there is little to say that cannot be seen from a view of the tubule (Fig. 41). In that part of the chamber occupied by the nurse-cells, they are almost entirely missing, only a few nuclei being found along the margin. We are inclined to the belief that there is here a continuous layer of epithelial cells, but that the pressure from the nurse-cells has so flattened them, that only here and there can they be seen. Between the chambers there are a number of long narrow cells which are much larger than the others, and, excepting near its base, each is nearly empty. Between each oöcyte and its accompanying nurse-cells there are also a few flattened epithelial cells. All these cells have similar nuclei (Fig. 50).

We have already noticed the breaking up of the paired chromosomes of the nurse-cell nuclei into many small granules. After this has occured each nucleus also contains a few irregular bodies, nucleoli, which now stain, and which we believe came from the single unstained one of the earlier stages. It has been continuously present through all of the stages. During the further growth of the nurse-cells there is no change in nuclear structure except an increase in the number of nucleoli. Wether these come from the one already present, or from some other substance within the nucleus, we do not know. The fine achromatin fibrils are much more distinct in the older stages.

The nucleus of the oöcyte, after the breaking up of the paired chromosomes, contains a large, generally vacuolated, nucleolus which

is unstained; besides this there are many achromatin bodies in a few of the larger of which the remains of the paired chromosomes may be seen. There are also a number of achromatin fibrils connecting these parts. The changes from here we have spoken of in another stage and will now only call attention to the nucleus of the oldest oöcyte in this tubule. This (Fig. 49) shows a proportionally smaller nucleolus and a great increase in the number of the achromatin bodies which do not as yet entirely fill the nucleus.

Korschelt (21) some time ago called especial attention to the secretory activity of the nurse-cells in insect ovaries, and many others have noted the same fact. This is shown so plainly in *Platyphylax*, that we would call attention to it in this stage where it shows as well as in any other. Before the group of oöcytes and nurse cells have arranged themselves into chambers (Fig. 43) this activity has begun. The cytoplasm around the nuclei, especially along those parts facing other nuclei, is darker and denser than that found in the other part of the cell. This occurs on those sides of the nurse-cell nuclei which face the oöcyte, and in that part of the oöcyte which lies nearest the nurse-cell. These darkened masses may fuse with one another or strands may connect them. As yet the regularity in outline of the nuclei has but slightly changed, if at all. In older groups this is different (Fig. 46) for we find at least one surface of each nucleus becoming very irregular. This is due to a sinking in of the nucleus at one point, and, where this occurs, its surface is exceedingly irregular. This in *Platyphylax* may go so far as to nearly penetrate the nucleus or separate it into two parts. A few cells may be found which at first appear to be binucleate, but this appearance is only due to the partial separation of the single nucleus. In older stages (Fig. 47) this activity is still noticed; the oöcyte nucleus is also irregular but not so markedly so as that of the nurse-cells.

Ovary G. This ovary is from an old pupa; in each tubule there are four or five chambers and a terminal filament. The proximal, oldest, chambers show a great increase in size; they have broadened so much that the last one is nearly round. The difference between these and the others is not in size alone but also in the structure of the oöcyte and its nucleus.

The most distal of all the chambers (Fig. 51 *1*) not only contains a few cells in different stages of development, but, in its proximal

part, are to be found an oöcyte and its accompanying nurse-cells. The cells in the distal part do not show a very great variation in structure, and it would be hard, from so old an ovary, to find all the changes in their development. We find both ovoid and spherical nuclei in which there are a number of large chromatin granules, the majority of the cells here being in this stage (Figs. 53 *b* and 54). A few cells are also present in which the strands are becoming very prominent (Fig. 53 *c*). From this stage we pass directly to the group of cells in the proximal part of the tubule, without finding spireme-thread or synapsis stages. It is not likely that the oöcyte in this or even the following chamber ever develops. An examination of the ovary of a mature *Platyphylax* seldom shows more than three chambers containing mature eggs. This means of course the number in an ovarian tubule, not in the entire ovary. As the eggs are all laid soon after the mature insect emerges, and, as its life is very short, it is hardly possible that eggs which are not entirely developed before the mature insect emerges, will ever do so. *Platyphylax* is similar in this respect to the Lepidoptera; the same has been observed by Gross (10) in other forms of insects.

The oöcyte which lies at the base of this youngest, most distal, chamber, has a somewhat flattened nucleus. It contains an achromatin nucleolus (Fig. 55) and a number of paired chromosomes similar to other nuclei we have described. The nurse-cell nuclei are the same as those we have found in the youngest stages. In the entire chamber there were but a few epithelial nuclei some showing a regular arrangement around the oöcyte.

Nothing new is seen in the next chambers. In each the oöcyte nucleus contains a number of paired chromosomes although, in the older one, these are beginning to break up. The nurse-cells of both chambers show a normal structure, the nucleus of each containing a few nucleoli and many of the small granules we have already noted in other stages.

The two oldest chambers show considerable differences from anything we have hitherto found, and they are in a much older stage. This is not true of the nurse-cells which, except in their larger size, are quite similar to the oldest ones we found in the last stage (Fig. 47).

Both of the oldest chambers are similar in structure. All of the epithelial cells that can be seen around the nurse-cells are a few nuclei, which are found along the margin of the tubule. Around the oöcyte they are somewhat flattened and retatively smaller than

in the younger chambers. The contents of the oöcytes has changed very much and in the tubule no transition is found between the two proximal and the two distal chambers. We find the two oldest filled with deutoplasm no trace of which was seen in any of the younger tubules, this fills the entire cell in the form of large, round or polygonal, bodies which lie in a granular network. The nucleus of each of these oldest oöcytes is the same (Fig. 56), it is quite irregular in outline with a thick membrane. Within the nucleus are very many irregular bodies with rounded surfaces; these stain not at all or slightly. They are crowded together and leave little space for a non-staining granular mass which is loosely scattered between them. No nucleolus was found in any of the oöcytes of this age.

Summary.

In a fairly old larva, ovary A, the first differentiation of the cells has taken place and we find them either; 1, undifferentiated or; 2, passing through the first stages in the development which is to result in the further differentiation of oöcytes or nurse-cells. Cells of the first group may either remain unchanged and become the epithelial cells, or, they may pass through the same changes as those of group two. Of group one nothing more need be said. Cells of the second group pass from undifferentiated cells through the following forms: with large chromatin granules in the nucleus, *b*; appearance of achromatin strands and disappearance of the chromatin granules, *c*; formation from these strands of beaded spireme-threads, d; synapsis, e. It does not appear that the nucleolus has anything to do with chromatin formation.

In the synapsis nuclei the threads stain more darkly than in the preceeding stage.

In the youngest larvae studied, ovaries A and B, mitosis occurs but is seldom found in the older stages. After the oöcytes and the nurse-cells have started through these changes they do not divide. From synapsis beaded threads appear, these increase in thickness and in each two thin chromosomes make their appearance. The threads shorten and the chromosomes become shorter and thicker.

All oöcyte and nurse-cell nuclei reach a stage in which they have this structure; proximal end of ovary B, but can not yet be distinguished from each other.

The first differentiation of these two kinds of cells is in their

size the oöcytes being the larger- as yet the nuclei are similar in structure. Youngest group in ovary C.

The paired chromosomes of the nurse-cells begin to change, and, some first becoming tetrads, break up into a number of pieces. These at first remain in small groups and then become distributed throughout the nucleus.

In the oöcyte nucleus the paired chromosomes, some first becoming tetrads, disappear as such but at a later stage than in the nurse-cells. They remain within the achromatin mass, former thread, becoming small rods or granules.

The nucleolus of the nurse-cell nucleus persists; at first it does not stain or is very lightly tinged. In older pupal stages it stains darkly and we then find several in each nucleus, their number increasing with the age of the cell.

The nucleolus of the oöcyte also persists. It is always unstained or colored very lightly. In older pupae it fills with vacuoles and finally decreases in size.

All divisions are mitotic.

Berlin, im August 1906.

Bibliography of Platyphylax.

1. E. Bessels, Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Vol. XVII. 1867.
2. A. Brandt, Über die Eiröhren der Blatta (Periplaneta) orientalis. Mem. l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg. Vol. XXI. 1874.
3. —— Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig. 1878.
4. A. Brauer, Über das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1892.
5. A. Cerruti, Sulle »risoluzioni necleolari« nella vescicola germinativa degli oociti di alcuni vertebrati. Anat. Anz. Vol. XXVI. 1905.
6. C. Claus, Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. Diese Zeitschrift. Vol. XIV. 1864.
7. L. J. Dublin, On the nucleoli in the somatic and germ cells of Pedicellina americana. Biological Bull. Vol. VIII. 1905.
8. A. Giardina, Origine del' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschrift für Anat. und Phys. Vol. XVIII. 1901.
9. —— Sui primi stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle di sinapsi. Anat. Anz. Vol. XXI. 1902.
10. J. Gross, Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb. Anat. Vol. XXII. 1905.
11. —— Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums. Zool. Jahrb. Anat. Vol. XVIII. 1903.



12. K. Grünberg, Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Vol. LXXIV. 1903.
13. V. Häcker, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Vol. V. 1892.
14. —— Das Keimbläschen, seine Elemente und Lagerveränderungen. Archiv. für Mikr. Anat. Vol. XLI. 1893.
15. —— Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena. 1899.
16. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines. Diese Zeitschr. Vol. LIV. 1892.
17. L. F. Henneguy, Les Insectes. Paris. 1904.
18. R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllopromia germanica. Diese Zeitschr. Vol. LIII. 1891.
19. —— Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena. 1895.
20. T. Huxley, On the agamic reproduction and morphology of Aphis. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXII, 1859.
21. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Vol. IV. 1889.
22. —— Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Vol. XLIII. 1886.
23. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902. 1903.
24. F. Leydig, Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Vol. III. 1889.
25. J. Lubbock, On the ova and pseudova of insects. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. CXLIX. 1860.
26 W. S. Marshall and C. T. Vorhies, The repair and rebuilding of the larval case of Platyphylax designatus. Biological Bull. Vol. IX. 1905.
27. P. Obst, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Diese Zeitschr. Vol. LXVI. 1899.
28. W. Paulcke, Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Anat. Vol. XIV. 1900.
29. O. vom Rath, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. Mikr. Anat. Vol. L. 1892.
30. —— Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. Arch. für Mikr. Anat. Vol. XLVI. 1895.
31. J. Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. Vol. IV. 1894.
32. —— Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebn. Anat. und Entw.-Gesch. Vol. III. 1893.
33. —— Über die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. 1893.
34. H. Stitz, Zur Kenntnis des Genitalapparats der Trichopteren. Zool. Jahrb. Anat. Vol. XX. 1904.
35. J. P. Stschelkanovzew, Über die Eireifung bei viviparen Aphiden. Biol. Centbl. Vol. XXIV. 1904.
36. F. Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies, Ber. d. Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Br. Vol. I. 1886.



37. C. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschrift. Vol. LXXI. 1902.
38. W. M. Wheeler, The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph. Vol. III. 1889.
39. H. v. Wielowiejski, Über den Bau der Insectenovarien. Zool. Anz. Vol. IX. 1886.
40. —— Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arbeiten a. d. Zool. Inst. zu Wien. Vol. XVI. 1905.
41. R. Woltereck, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies. Diese Zeitschr. Vol. LXIV. 1898.

Explanation of Plates.

All figures drawn with a camera-lucida.
oö, oöcyte.
ec, end chamber.
tf, terminal filament.

Plate XV and XVI.

Fig. 1. Ovary A. Longitudinal section of one of the youngest tubules of this ovary. The terminal filament, *tf*, is here proportionally larger than in the older ovaries. The stalk which connects the tubule with the oviduct has already a small lumen; only part of the common oviduct, *odt*, has been drawn, its width should be a little greater than the widest part of the tubule. $\times$ 500.

Fig. 2. Nucleus from one of the cells of the terminal filament; taken from position 2 of the preceding figure. $\times$ 1600.

Fig. 3. Four marginal cells from ovary A, taken from place 3 in figure 1. $\times$ 1600.

Fig. 4. Four marginal cells from another tubule of the same age in ovary A. $\times$ 1600.

Fig. 5. Four cells from ovary A, taken from position 5 in figure 1. $\times$ 1600.

Fig. 6. Cell from same tubule showing the disappearance of the large chromatin granules and formation of the distinct achromatin strands. $\times$ 1600.

Fig. 7. Two cells from the proximal end of this same tubule; their position is shown by figure 6 in the first figure. $\times$ 1600.

Fig. 8. An older tubule of ovary A, drawn without terminal filament, membrane or stalk. *D*, distal end. The numbers 8 to 12 represent the position from which the five following figures have been drawn. $\times$ 500.

Figs. 9, 10, 11, 12 and 13. Five cells (figure 8 has two cells) from the preceding tubule. The position from which each is taken is represented by the corresponding number in figure 8. $\times$ 1600.

Fig. 14. One of the largest cells in the ovary. $\times$ 1600.

Fig. 15. Ovary B. Longitudinal section through a tubule of a larva. *D*, distal end. The letters a to *g*, represent different stages in the development of the cells, *a*, undifferentiated cell; *b*, those with large chromatin granules; *c*, the



formation of the achromatin strands which become, *d*, the spireme-threads; *e*, synapsis; *f*, thread which comes out of synapsis; *g*, shortened threads now with paired chromosomes. ⤫ 850.

Fig. 16. Three cells from the distal part of this tubule. Letters same as last. ⤫ 1600.

Figs. 17, 18 and 19. Three cells from same tubule showing formation of the beaded threads. ⤫ 1600.

Fig. 20. Cell from same ovary. ⤫ 1600.

Fig. 21. Three synapsis nuclei from near the center of figure 15. ⤫ 1600.

Figs. 22 and 23. Cells from same tubule directly following, proximal to, synapsis. The position of one of these is shown at point *f*, figure 15. ⤫ 1600.

Fig. 24. A cell from the same tubule, its position indicated by *g*, in figure 15. The paired chromosomes have appeared. ⤫ 1600.

Fig. 25 and 26. Two cells from the same tubule showing the shortening of the threads. ⤫ 1600.

Fig. 27. Two cells from the proximal part of the same tubule. In figure 15 it will be seen that this quarter of the tubule is filled with similar cells, but as yet no distinction is noticeable between oöcyte and nurse cell. ⤫ 1600.

Fig. 28. Ovary C. Longitudinal section through an ovarian tubule of an older larva; in the proximal part are several groups of oöcyte and accompanying nurse-cells. At this same end part of the stalk is drawn. ⤫ 850.

Figs. 29, 30, 31, 32 and 33. Five oöcytes from the proximal half of this tubule, each with two or three of the accompanying nurse-cells. Commencing with figure 29 these are successiveley older stages and show the breaking up of the paired chromosomes in the nurse-cell nuclei, and their persistance, thus far, in the oöcytes. Only enough of the boundary of each oöcyte has been drawn to show that it is larger than any nurse-cell. Cytoplasm not filled in. ⤫ 1600.

Fig. 34. Ovary D. Longitudinal section of a tubule from a slightly older larva. No chambers have yet been formed. ⤫ 500.

Fig. 35. Distal part of an end chamber from another tubule of the same ovary. ⤫ 1600.

Fig. 36. The oldest oöcyte and one accompanying nurse-cell from figure 34. ⤫ 1600.

Fig. 37. Ovary E. Longitudinal section through a tubule of a pupal ovary. The terminal filament and end chamber are not drawn. ⤫ 200.

Fig. 38. Section of the end chamber of preceding tubule. The disintegrating cells, »corps residuels«, — many labelled *x* — are more abundant than is generally the case. ⤫ 850.

Fig. 39. Nucleus from the oöcyte in chamber 4 of ovary E. ⤫ 850.

Fig. 40. Same from chamber 5. ⤫ 850.

Fig. 41. Ovary F. Longitudinal section of an ovarian tubule from an older pupa. ⤫ 200.

Fig. 42. Section of part of the terminal filament and distal half of the end chamber from another tubule of the same ovary. ⤫ 850.

Fig. 43. Section of the proximal part of an end chamber. From the same tubule as figure 41. ⤫ 850.

Fig. 44. Oöcyte from the first, youngest, chamber of ovary F. This shows the process which is often present in oöcytes of about this age, it extends between the nearest nurse-cells. ⤫ 850.



Fig. 45. A nurse-cell from the nearest chamber. × 850.

Fig. 46. A chamber from another tubule of ovary F; this is about the same age as chamber 2 of figure 41. × 500.

Fig. 47. Oöcyte and one nurse-cell from a chamber, same ovary, corresponding in age to chamber 3 of figure 41. Only part of the oöcyte is shown. × 850.

Fig. 48. A nurse-cell nucleus from the oldest chamber, number 5, of figure 41. × 850.

Fig. 49. Nucleus from the oldest oöcyte of ovary F. × 850.

Fig. 50. Two epithelial cells from those surrounding the oldest oöcyte of the same ovary. × 850.

Fig. 51. Ovary G. Longitudinal section of a tubule from the ovary of an old pupa. × 100.

Fig. 52. Terminal filament and first three chambers of the same tubule. × 400.

Fig. 53. Two cells from position bc, in figure 52. × 1600.

Fig. 54. Cell from position b, in figure 52.

Fig. 55. Oöcyte nucleus from first chamber of ovary G. × 1600.

Fig. 56. Same from the fifth chamber. × 850.

Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L.

Von

Dr. Theodor Saling.

(Aus dem Zoologischen Institute der Universität Marburg.)

Mit Tafel XVII—XVIII und 14 Figuren im Text.

Nachfolgende Untersuchungen, die als ein Beitrag zur Embryologie der Insekten gelten mögen, wurden größtenteils in Marburg ausgeführt, jedoch nach längerer Unterbrechung im Zoologischen Institut der Universität Czernowitz wieder aufgenommen und vollendet.

Auch an dieser Stelle möchte ich nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Korschelt, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für die zahlreichen Ratschläge und das unermüdliche Interesse, das er ständig dieser Arbeit entgegenbrachte. Ebenso bin ich meinem hochgeschätzten, früheren Chef, Herrn Professor Dr. Zelinka, zu großem Danke verpflichtet, da er mir in liebenswürdigster Weise Zeit und Mittel zur Vollendung dieses Themas gewährte. In technischer Beziehung gab mir Herr Professor Dr. Paul Mayer während meiner Assistentenzeit in Neapel sehr wertvolle Winke, wofür ich ihm sehr verbunden bin.

Einleitung.

1. Biologische Mitteilungen.

Das zur Untersuchung dienende Material von *Tenebrio molitor* wurde in Kisten mit Kleie gehalten. Sobald die Verpuppung der Larven eintrat, was unter normalen Verhältnissen gegen Ende April zu geschehen pflegte, wurden die Puppen gesondert. Anfang Mai

entschlüpften die ersten Imagines. Die Begattung erfolgte Mitte Mai, die Eiablage begann Ende Mai. Da die Käfer direkt in die Kleie ihre Eier ablegen und sie ringsum mit Kleiestückchen verkleben, ist eine Beschaffung von Eimaterial äußerst erschwert und zeitraubend. Das von Henking (1) angegebene Verfahren war mir zu unsicher. Nimmt man dagegen die Käfer aus der Kleie heraus und isoliert sie in einem Holzkasten, so legen sie regelmäßig ihre Eier an Stücken wolligen Kleiderstoffes ab, wenn Brotstücke zur Nahrung dienen. Auf diese Weise kann man ohne große Störung die Eier jederzeit entfernen und konservieren.

Was die Entwicklungsdauer der Eier betrifft, so muß ich ausdrücklich betonen, daß sie im höchsten Grade abhängig ist von den jeweilig vorherrschenden Temperaturverhältnissen. Im normalen Fall beträgt sie 9—10 Tage, doch kann sie bei anhaltender kühler Witterung 18—20 Tage erreichen, während ich anderseits beobachten konnte, daß bei starker Hitze schon am 7. Tage die Eihülle gesprengt wurde. Vor letztgenanntem Termin fand jedoch niemals ein Ausschlüpfen der Larven statt.

Die Begattung geschieht bei *Tenebrio* in ganz ähnlicher Weise, wie es Heider (2) für *Hydrophilus* beschreibt. Das Männchen kriecht auf den Rücken des Weibchens, das sich beim Copulationsakt ganz ruhig verhält. Während das Männchen mit den Beinen Halsschild und Flügeldecken umklammert, reibt es die Fühler intensiv auf dem Halsschilde des Weibchens und stülpt gleichzeitig den Penis nach unten aus, der in kurzen Intervallen in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt und wieder zurückgezogen wird.

Wenige Tage nach der Begattung beginnt die Eiablage. Sobald das Ei aus dem Genitalapparat heraustritt, wird es von den äußerst beweglichen Endspitzen der Vulva mit zarten Wollfäserchen umspannt und mit Hilfe eines Secrets fest mit dem Wollstoffe verklebt.

Die jetzt äußerlich am Ei makroskopisch wahrnehmbaren Veränderungen sind folgende:

Kurz nach der Eiablage erscheint das Ei ziemlich hyalin, und die glänzenden Hüllen liegen dem Ei fest an. Dieses Aussehen bleibt solange gewahrt, bis die Furchungskerne von innen heraus in das Keimhautblastem wandern. Sobald sich nämlich ein Blastoderm anlegt, wird das Ei weißlich und damit weniger durchsichtig. Zugleich

erhärtet die äußere Secretschicht an der Luft und setzt einer weiteren Beobachtung der äußerlich erkennbaren Veränderungen große Schwierigkeiten entgegen. Inzwischen legt sich auf der Ventralseite des Eies der Keimstreif an, der das Ei allmählich umwächst, wie ich es weiter unten schildern werde. Etwa am 6. Tage bemerkt man, wie an den beiden Eipolen hyaline Stellen auftreten, welches Phänomen, wie wir später sehen werden, damit zusammenhängt daß eine starke Kontraktion der ganzen Embryonalanlage vor sich geht. Von diesem Zeitpunkt an bis zum Ausschlüpfen der Larven lassen sich keine auffallenden Veränderungen mehr wahrnehmen, da die Secretschicht zu fest und undurchsichtig ist.

Wie ich schon oben erwähnte, werden am 9.—10. Tage der Embryonalentwicklung die Eihüllen gesprengt, und die kleine Larve, der sog. »Mehlwurm«, schlüpft aus. Er ist schneeweiß gefärbt, da die Chitinbedeckung des Körpers noch äußerst zart ist. Erst nach Verlauf von etwa 2 Tagen nimmt das Chitin eine gelbliche Färbung an, durch welche auch die älteren *Tenebrio*-Larven gekennzeichnet sind. Beim Ausschlüpfen der Larve ist sehr auffallend, daß sie etwa doppelt so lang ist als der Längsdurchmesser des eben verlassenen Eies, ein Umstand, der wohl auf eine energische Luftaufnahme seitens der Tracheen zurückzuführen ist.

Der Mehlwurm gliedert sich in Caput, drei Thoracal- und neun Abdominalsegmente. Der Kopf trägt ein Paar Antennen, gut ausgebildete, kauende Mundwerkzeuge, sowie an der Basis der Fühler ein größeres und ein kleineres Augenpaar. Die Thoraxsegmente besitzen je ein Beinpaar und je ein Stigmenpaar, wenn auch die Stigmen des Meso- und Metathorax rudimentär ausgebildet sind. Auch gelang es mir, zwei Larven mit Flügelstummeln zu beobachten, wie sie HEYMONS (4) als Beispiel vorzeitiger Flügelanlage aufgeführt hat. Das letzte Abdominalsegment läuft in zwei feine Chitinspitzen aus, während die acht vorderen Segmente je ein Stigmenpaar aufweisen.

Der Mehlwurm hat vier Häutungen durchzumachen, bevor er in das Puppenstadium eintritt. Ende März haben die Larven ihre definitive Größe erreicht. Die Nahrungsaufnahme wird eingestellt, und die Tiere werden auffallend träge, legen sich auch meist auf die Seite oder den Rücken. Gleichzeitig schrumpfen sie in der Länge um ein Erhebliches zusammen, und bald gewahrt man, daß die Chitinbedeckung dem Tiere nicht mehr fest anliegt und eintrocknet. Im April platzt dann die Dorsalseite der larvalen Thoracalsegmente

in der Medianlinie auf, und die anfangs weißlich gefärbte Puppe tritt zutage, die erheblich kürzer, aber breiter ist als der Mehlwurm. Mit der Larvenhülle werden auch die Haupttracheenstämme abgeworfen, die den Larvenkörper an den Seiten der ganzen Länge nach durchziehen.

An der Puppe kann man ebenfalls Kopf, drei Thorax- und neun Abdominalsegmente unterscheiden. Die Chitinbedeckung ist wesentlich zarter als die der Larven; nur in den Pleuren der Abdominalsegmente zieht sich das Chitin der Puppe in kurze, flügelartige, mit kleinen Zähnchen versehene Fortsätze aus, die stärker chitinös sind. Sie werden am vorletzten Segment rudimentär und verschwinden am letzten Abdominalsegment gänzlich, das dafür aber zwei terminale feine Chitinspitzen trägt.

Mit zunehmendem Alter färbt sich die Puppe hellbräunlich, und die Anhänge von Kopf und Thorax des zukünftigen Käfers schimmern immer deutlicher durch die Puppenhülle hindurch. Besonders bräunen sich Caput und Prothorax, die Antennen, Mundwerkzeuge und Beine, während die Facettenaugen ganz schwarze Färbung annehmen.

An der Puppe von *Tenebrio molitor* läßt sich das Geschlecht der zukünftigen Imago schon im voraus bestimmen, ein Umstand, der die Trennung ♂ und ♀ Individuen schon vor der Geburt gestattet, und dadurch besonders wertvoll wird, daß man Beobachtungen an unbefruchteten Käfereiern anstellen kann. Auf diese Verhältnisse bin ich schon in einer früheren Mitteilung eingegangen. Das Unterscheidungsmerkmal besteht darin, daß auf der Ventralseite des letzten Abdominalsegments ein Paar kleiner kuppenförmiger Hervorwölbungen liegt, die beim ♀ von ihrer Insertionsstelle aus nach den Seiten zu divergieren, während sie beim ♂ parallel und median verlaufen und der Länge nach fest aneinander liegen.

Am Ende des Puppenstadiums sieht man die Puppe, die gewöhnlich auf dem Rücken liegt, sich durch contractorische Bewegungen innerhalb der sich lockernden und eintrocknenden Hülle auf einen kleinen Raum zusammenschieben. Wird der hierdurch seitens der Imago auf die Puppenhülle ausgeübte Druck hinreichend stark, so reißt sie in einem bereits vorgebildeten Längsriß in der Medianlinie des Halsschildes auf, und durch weitere Körperkontraktion, sowie unter kräftiger Mitwirkung der Beine und Mundwerkzeuge wird dann die immer weiter aufplatzende Hülle über Halsschild und

Kopf zurückgezogen und schließlich von den Beinen über das ganze Abdomen hinabgestreift.

Die eben ausgeschlüpfte Imago ist bis auf die bräunlich gefärbten Extremitäten, Halsschild und Kopf von weißlichem Aussehen und liegt, von der sichtlich gewaltigen Anstrengung des Ausschlüpfens völlig ermattet, mit den Flügeldecken am Boden. Erst nach Stunden gelingt es dem Käfer, sich umzukehren und auf seine Beine zu stellen. Der Chitinpanzer färbt sich erst bräunlich, dann immer dunkler, bis er schließlich ganz schwarz erscheint. Nach 2—3 wöchentlicher Entwicklung erfolgt die Begattung und Ende Mai beginnt gewöhnlich die Eiablage.

Ich muß schließlich nochmals betonen, daß die hier angegebenen Termine bezüglich des Ausschlüpfens von Larve, Puppe, Imago, sowie der Begattung, Eiablage und Eientwicklung nur dann zutreffend sind, wenn die Kulturen während des ganzen Jahres unter den natürlichen Temperaturverhältnissen belassen werden. Werden dagegen die Zuchtkästen immer warm gehalten, so trifft man selbst im Winter Imagines an.

2. Untersuchungstechnik.

Die Annehmlichkeit der einfachen Beschaffung von Untersuchungsmaterial wird leider aufgewogen durch die großen technischen Schwierigkeiten bei der Bearbeitung. Wie überhaupt bei den Insekten, so sind es auch ganz besonders hier der mächtige Eidotter und das überaus spröde Chitin, die äußerst hinderlich wirken.

Wie schon erwähnt, ließ ich die Eier an einem wolligen Stoffe ablegen, mit dem sie durch ein an der Luft erhärtendes Secret derart verklebt wurden, daß eine Loslösung junger Eier intra vitam ausgeschlossen ist, denn schon bei der leisesten Berührung der das Ei umspinnenden Wollfasern zerfließt dasselbe, und so wurde es nötig die Eier mit den Stoffstückchen zu konservieren. Erst nach genügender Härtung in starkem Alkohol kann die Lospräparierung der Eier gefahrlos unternommen werden. Im Laufe der Entwicklung erhärten die Eihüllen so bedeutend, daß selbst siedende Fixierungsgemische nicht rasch genug eindringen. Nach den Untersuchungen von Selys-Longchamps ist diese Verhärtung zurückzuführen auf eine allmähliche Absonderung von Chitin seitens der Serosa. Infolgedessen stellen sich bei nicht genügender Vorsicht die verschiedenartigsten Deformationen des Eies ein. Eine Entfernung der

Eihäute mittels Nadeln oder macerierender Flüssigkeiten wollte ich vermeiden, um jede ungünstige Beeinflussung der Eioberfläche auszuschließen.

Nachfolgend die Methoden, von denen mir besonders die erste gute Resultate lieferte. Alle Konservierungsmittel wurden heiß angewendet:

1) Sublimat, konzentriert in Aqua dest. 56 ccm
Alkohol, 96% . . . . 40 »
Acidum nitricum, konzentriert . . . . 4 »

Dieses siedende Gemisch ließ ich etwa 2 Minuten einwirken, worauf die Eier sofort in 90% bzw. 96% Alkohol übertragen wurden. (Schwächerer Alkohol ruft Quellungserscheinungen hervor!) Die Salpetersäure wirkt erweichend auf Eihäute und Dotter. Nachbehandlung wie bei allen Sublimatgemischen.

Neben dieser Methode, die für alle Studien gute Resultate lieferte, benutzte ich noch viele andre, von denen ich nur noch zwei hervorheben will.

2) Formol, konzentriert . . . . 1 Teil
Aqua dest. . . . . 3 Teile.

Nach etwa 3 Minuten langer Einwirkung der siedenden Flüssigkeit Überführung der Eier in 40%, später höher gradierten Alkohol. Dotter bleibt geschmeidig.

3) Osmiumgemische, wie FLEMMINGsche oder HERMANNsche Lösung, in geschlossenem Reagenzglase bis auf 80° C. erhitzt, fixieren gut, haben aber den Nachteil, daß sie den Dotter schwärzen, wodurch darin liegende Plasmateile schwer erkennbar werden. Jedenfalls ist nachfolgendes Bleichen (P. MAYERS Methode) unerläßlich. Ein Zusatz von Natriumjodat zum Fixierungsgemisch wirkt der Schwärzung bedeutend entgegen.

Der großen Sprödigkeit des Dotters wegen erfolgte die Einbettung der Eier in HOFFMANNS Nelkenölkollodium (vgl. Zeitschr. Wiss. Mikr. XV. Bd. 1899, S. 314ff.). Diese Methode gestattet eine genaue Orientierung des Objektes und lückenlose Schnittserien von 5 μ Dicke. Die Eier wurden jedoch nicht bloß 5 Minuten, sondern 1 Stunde im Paraffin belassen, wodurch meines Erachtens eine größere Schneidbarkeit des Dotters erzielt wird. Die Schnitte wurden mit Wasser aufgeklebt.

Gefärbt wurden die Eier in toto, zumeist mit MAYERS Hämalaun, das bei richtiger Behandlung sehr prägnant tingiert und besonders

deshalb vorteilhaft ist, weil es nur das embryonale Gewebe angreift, nicht aber Fett und Dotter, so daß man prächtige Übersichtsbilder erhält, wenn man eine Schnittfärbung mit Orange G (Grübler) folgen läßt. In 2%igem Alaunwasser wurde Orange G bis zur Sättigung gelöst, und dann wurden 8 ccm dieser Stammlösung mit 50 ccm zweiprozentiger Alaunlösung verdünnt. Diese verdünnte Orangealaunlösung tingiert stärker als eine rein wässrige Orangelösung und verläßt beim Auswaschen auch nicht so rasch die Gewebe.

Bezüglich der postembryonalen Entwicklung ergaben sich noch größere Schwierigkeiten, indem die besonders bei den Larven stark entwickelte Chitinbedeckung das Mikrotomieren unmöglich machte. Nach zahlreichen Versuchen erwies sich folgende Methode als die brauchbarste:

Die Mehlwürmer wurden lebend in ein Reagenzröhrchen mit siedender, frisch zubereiteter Eau de Labarraque geworfen und darin je nach Größe verschieden lange Zeit regelrecht gekocht. Das Natriumhypochlorit kann auf diese Weise nur von außen wirken, während das Innere durch die Hitze fixiert wird. Vom Chitin, das immer heller und zarter wird, sieht man lebhaft Blasen aufsteigen, und man kann das Kochen längere Zeit fortsetzen [— bei ausgewachsenen Mehlwürmern etwa 5 Minuten —], nur darf der richtige Moment des Unterbrechens dieser Operation nicht verpaßt werden, sonst dringt die Macerationsflüssigkeit in das Körperinnere ein. Bei sachgemäßer Anwendung dieses Mittels bleibt nicht nur die natürliche Lagerung aller Organe richtig gewahrt, sondern auch die histologische Erhaltung ist eine gute, was man von vornherein nicht anzunehmen geneigt sein wird. Diese Methode, die ich schon öfters mündlich empfohlen habe, hat sich — wie mir verschiedentlich mitgeteilt wurde — auch bei andern Insekten und Arachnoiden bewährt. Nach dem Entchitinisierungsproceß wird das Objekt gehörig gewässert, am besten in warmer Aqua destillata, um jede Spur von Eau de Labarraque zu beseitigen; erst dann erfolgt die Überführung in die verschiedenen Alkohole. Eingebettet wurde in Paraffin, mitunter auch in dem schon erwähnten Nelkenölkollodium, gefärbt mit Hämalaun-Orange.

In gleicher Weise wurden auch Puppen und junge Imagines behandelt, nur daß infolge des dünneren Chitins die Vorbehandlung mit Eau de Labarraque meist nicht nötig wurde. Dann fand die Fixierung einfach durch heißes Wasser statt oder durch mein Subli-

mat-Alkohol-Salpetersäuregemisch, in dem natürlich ein längeres Verweilen erforderlich war als bei den Eiern.

Den Larven, Puppen und Käfern entnommene Genitaldrüsen wurden kalt fixiert in FLEMMINGscher Lösung oder Sublimat-Alkohol-Eisessig.

Historisches.

Überblickt man die Literatur der letzten Jahre hinsichtlich der Entwicklung der Keimdrüsen bei den Insekten, so kann man sich nicht verhehlen, daß ein seltsamer Stillstand in diesen Untersuchungen eingetreten ist, obwohl die Frage nach der Herkunft der Keimzellen durch die Arbeiten von METSCHNIKOFF, WEISMANN, RITTER, BALBIANI, HEYMONS, GRABER u. a. m. akut geworden war. Abgesehen davon, daß besonders eingehend nur Orthopteren, Dermapteren und Dipteren behandelt worden waren, so wurde doch auch hier der Ursprung der Geschlechtszellen noch keineswegs sichergestellt. Bei den Dipteren ist zwar die Entstehung der Genitalzellen aus den Polzellen immer behauptet worden, aber korrekt nachgewiesen ist sie noch nicht. Auch NOACK und ESCHERICH, die sich in neuerer Zeit mit dieser interessanten Frage befaßten, konnten ihre Lösung nicht herbeiführen. Was die primitiveren Orthopteren anbelangt, so sind hier allerdings die Verhältnisse klargelegt worden durch die trefflichen Untersuchungen von HEYMONS (2). Wir werden hier belehrt, wie ungemein variabel die Entwicklung der Keimdrüsen schon bei nahe verwandten Formen ist, und wir lernen verstehen, um wieviel leichter es möglich war, daß die einzelnen Forscher beim Studium verschiedener Insektengruppen zu so abweichenden Resultaten gelangen konnten. Während die meisten den mesodermalen Charakter der Geschlechtszellen verfochten, wurde anderseits ihre Herkunft vom Ectoderm (WOODWORTH) behauptet, ja bei den Dipteren sollten sie sogar vor Ausbildung eines Blastoderms in Gestalt der bekannten Polzellen vorhanden sein. Schließlich wurde noch eine entodermale Entstehung der Keimzellen vertreten, ja selbst ihr Ursprung aus Dotterzellen angenommen, eine Auffassung, die CHOLODKOWSKY mit großem Eifer verteidigte, die sich aber wohl als unrichtig erweisen dürfte, da sie zu allen andern Befunden im Widerspruch steht.

Als dann BOVERI zeigte, daß man bei *Ascaris* schon im Zweizellenstadium der Eier eine Soma- von einer Genitalzelle scharf unterscheiden könne, suchte man auch bezüglich der Arthropoden, insbesondere der Hexapoden, den Nachweis zu erbringen, daß die

Keimzellen Zellen sui generis wären und sich schon früh von den Somazellen trennten. Die Verhältnisse bei den Dipteren schienen den besten Fingerzeig zu geben.

Bei *Moina rectirostris* ist es nun GROBBEN tatsächlich gelungen, die Genitalanlage auf eine einzige Zelle zurzeit eines frühen Furchungsstadiums zurückzuführen.

Ebenso konnte BRAUER (1) bei den Arachnoiden die Genitalanlage auf einige wenige Zellen zurückleiten, die sich deutlich von dem übrigen Zellmaterial unterschieden.

Desgleichen hat HEYMONS (2) bei einem Insekt, *Forficula*, eine frühzeitige Sonderung der Geschlechtszellen beobachtet. Der Umstand nun, daß sich bei den nächsten Verwandten dieses Tieres die Keimzellen erst viel später erkennen lassen, nachdem das Mesoderm schon ausgebildet, führt HEYMONS zu dem Schluß, daß deshalb keineswegs die Keimzellen mesodermatischen Ursprungs sein müßten, sondern »die tatsächliche Trennung zwischen somatischen und Geschlechtszellen in Wirklichkeit doch schon sehr viel früher durchgeführt ist. Hier werden eben mit dem Fortschreiten der Ausbildung des Körpers und der Differenzierung seiner Gewebe die Aufgaben der Fortpflanzung bald früher bald später im Laufe der Entwicklung auf bestimmte Zellen übertragen. Je nachdem die Geschlechtszellen etwas früher oder später zur Differenzierung gelangen, gehören sie scheinbar dieser oder jener Schicht des Embryo an«. Und an andrer Stelle sagt Verfasser, daß bei den meisten übrigen Insekten die Differenzierung der Keimzellen erst nach Anlage der Cölomsäckchen in den Ursegmentwandungen stattzufinden scheine.

Wenn HEYMONS durch diese Auffassung die Sachlage geklärt und die unüberbrückbar erschienenen Gegensätze der einzelnen Autoren verständlich gemacht hat, so nimmt es dann nicht weiter wunder, wenn auch heute noch in den einzelnen Arbeiten einander entgegenstehende Resultate gezeitigt werden. Es kann schon sein, daß jeder einzelne Autor für sein Spezialobjekt seine Befunde aufrecht erhalten kann. Nur müßten recht viele einschlägige Spezialuntersuchungen angestellt werden, damit ein Überblick geschaffen würde und nachgewiesen werden könnte, welche Verhältnisse als die regulären, welche als die modifizierten anzusehen wären.

Was nun die höheren Insekten und speziell die Coleopteren anbelangt, so liegen weniger zahlreiche Untersuchungen vor. Da in den HEYMONSschen Schriften die damalige Literatur sehr eingehend berücksichtigt worden ist, kann ich mich hier auf die neueren Arbeiten

beschränken und will nur kurz der Vollständigkeit halber auch früherer Befunde Erwähnung tun, soweit sie von Coleopteren mitgeteilt wurden.

Nach den Untersuchungen VOELTZKOWS leiten sich bei *Melolontha* die Genitalorgane von Mesodermverdickungen der letzten Segmenthöhle her und wandern schließlich auf die Dorsalseite in die Nähe des Herzens. Sie wurden im frühesten Stadium als paarige, birnförmige Anlagen erkannt.

Im selben Jahre veröffentlichte WHEELER seine Befunde an *Doryphora decemlineata*. Auch er konnte die Keimdrüsen als paarige Verdickungen des Darmfaserblattes nachweisen.

Hiermit stimmt auch HEIDER überein, wie aus zwei Abbildungen der letzten Tafel seiner Monographie über *Hydrophilus* hervorgeht.

Im Anschluß an die eingehenden Untersuchungen an *Stenobothrus* hat auch GRABER (4) junge Embryonen von *Lina*, *Melolontha* und *Hydrophilus* beobachtet und immer die Genitalanlage in Verbindung mit dem visceralen Blatte gesehen.

Was die neuere Literatur betrifft, so liegt uns aus dem Jahre 1897 eine ausführliche Abhandlung von CARRIÈRE-BÜRGER vor über die Entwicklung der Mauerbiene. Wie auch aus den zahlreichen Figuren zu ersehen ist, sind bei *Chalicodoma* die Genitalzellen zuerst sichtbar in den dorsalen Wandungen der Cölomsäcke des dritten bis fünften Abdominalsegments. Indem Verfasser behaupten, daß sich die Zellen der dorsalen Cölomwand direkt in die Keimzellen umwandeln, vertreten sie also eine mesodermale Herkunft derselben. Später wandern die Genitalanlagen des dritten und vierten Segments auch in das fünfte hinein und werden von einer mesodermalen Hülle umschlossen. Desgleichen sind natürlich die Ausführungsgänge mesodermal.

HEYMONS (5) untersuchte dann eine ganz primitive Insektengruppe, die Thysanuren, und stellte bei *Lepisma saccharina* fest, daß sich hier die Keimzellen schon früh vom Hinterende des Keimstreifes abspalten, wahrscheinlich vom Ectoderm. Doch ist auch hier bereits die Bildung des Mesoderms vor sich gegangen, von dem sich die Keimzellen aber unterscheiden lassen. Die Genitalzellen wandern aus dieser unpaaren Anlage nach vorn und dringen in die dorsalen Wandungen der Ursegmente ein, woselbst sie sich auf jeder Körperseite zu einem zusammenhängenden Strang formieren. Jedenfalls erkennt man also auch hier, daß die Dorsalwandung der Cölomsäcke zu den Keimzellen in naher Beziehung steht.

Dies spricht sich auch in klarer Weise bei den Myriopoden aus, wie aus HEYMONS neuester Arbeit (6) über die Scolopenderentwicklung hervorgeht. Die dorsalen Ursegmentabschnitte sind hier identisch mit den Genitalteilen. Im Zusammenhang mit den Cardioblasten rücken im Laufe der Entwicklung »die Genitalteile der Ursegmente zur Dorsalseite des Körpers hinauf und stoßen dort in der Medianlinie mit den Genitalteilen der andern Körperhälfte zusammen, und es entsteht daher, ventral vom Herzen und diesem eng anliegend eine doppelte gekammerte Röhre, welche der Genitalanlage entspricht«. Vorläufig hat die Wandung des sogenannten »Genitalcöloms« noch ganz epithelialen Charakter; doch bald wird es ausgefüllt mit Genitalzellen, die sich auf der Ventralseite aus dem epithelialen Verbande lösen. Die Hauptmasse der Keimzellen aber entsteht durch Zerfall der Dissepimente und der Medianlinie, in welcher die beiden Genitalcölome zusammenstoßen.

In seinen Beiträgen zur Entwicklung von *Bombyx mori* zeigt TOYAMA, daß die Geschlechtszellen ihren Ursprung nehmen vom somatischen Mesoblast des dritten und sechsten Abdominalsegments, häufig aber auch in den übrigen Abdominalsegmenten, ja mitunter im Mesothorax erkennbar werden. Leider stand mir diese Arbeit nicht zur Verfügung, so daß ich auch nicht die Figuren sehen konnte, die diese eigentümlichen Verhältnisse illustrieren.

In neuester Zeit hat sich dann LÉCAILLON in verschiedenen Arbeiten mit der Entwicklung der Genitalorgane bei Myriopoden und Insekten beschäftigt. In seinen Untersuchungen über die Ovarien der Collembolen (4) beschreibt Verfasser die Genitalanlage als ein Paar kleiner Schläuche, die auf der Ventralseite des Körpers liegen und von einer mesodermalen Hüllschicht umgeben sind.

In der vorläufigen Mitteilung über die Ovarialanlage bei *Polyxenus lagurus* (5) sagt LÉCAILLON, daß die Genitalanlage sich paarig anlegt und erst später einheitlich wird; Befunde, die sich also mit denen von HEYMONS (6) decken.

Von besonderem Interesse wurden für mich jedoch die Angaben, welche LÉCAILLON (1—3) in den Jahren 1897/98 über die Entwicklung der Genitalorgane bei Chrysomeliden machte. Er ist meines Wissens der einzige, der über Anlage und Entwicklung der Keimdrüsen von Coleopteren ausgedehnte Untersuchungen vorgenommen hat, und ich bin genötigt, auf seine Mitteilungen näher einzugehen, weil er die Genitalanlage der Coleopteren bis zum Blastodermstadium zurückverfolgen konnte, was bisher keinem andern Forscher gelungen

war. Bei *Clytra laeviuscula* hat LÉCAILLON im frühesten Stadium die Genitalanlage als ein kompaktes Häufchen besonders färbbarer Zellen gesehen, die in der Nähe des hinteren Eipoles lagern zu einer Zeit, wo noch wenig Zellen in die Peripherie der hinteren Eiregion eingerückt sind. Obwohl Verfasser die Herkunft dieser Zellen nicht nachweisen konnte, glaubt er doch bestimmt, daß sie sich von einzelnen, eventuell sogar einer einzigen Initialzelle herleiten. Sollte sich diese Vermutung bestätigen, so könnte man auch hier von Polzellen sprechen, aber auch ohnedies schon ist der Befund LÉCAILLONS sehr bemerkenswert. Diese Genitalzellen verbleiben lange Zeit hindurch in latentem Zustande und sind nach ausgebildetem Blastoderm zwischen diesem und dem Dotter am hinteren Eipol erkennbar. Die diesbezüglichen Querschnitte des Autors zeigen eine große Ähnlichkeit mit dem von HEYMONS (2) auf Taf. I in Fig. 5 wiedergegebenen *Forficula*-Ei. Man muß sich die Frage vorlegen: Sind die Chrysomeliden hinsichtlich der Entstehung der Geschlechtsorgane auf dem ursprünglichen Standpunkt der Dermapteren stehen geblieben, oder geben sie völlig modifizierte, neu erworbene Verhältnisse wieder, wie es bei den Dipteren der Fall ist? Mit Rücksicht darauf aber, daß noch bei keiner andern Käfergruppe eine so frühzeitige Sonderung der Genitalzellen wahrgenommen werden konnte, neige ich zu der Ansicht, daß diese Erscheinung eine neu erworbene Eigentümlichkeit der Chrysomeliden ist. Vielleicht erheischten hier irgendwelche inneren Entwicklungsvorgänge, ähnlich wie es bei den Dipteren der Fall sein soll, die eilige Trennung der Genital- von den Somazellen. Doch vermögen hier nur eingehende neue Untersuchungen Klarheit zu schaffen. Merkwürdig bleibt jedoch, daß LÉCAILLON bei *Agelastica alni* dies frühe Auftreten der Keimzellen nicht beobachten konnte, während er allerdings bei andern Chrysomeliden, wie *Gastrophysa raphani*, *Chrysomela menthastri*, *Lina populi* und *Lina tremulae* die gleichen Verhältnisse wie bei *Clytra* wahrgenommen hat.

Durch die nun erfolgende Anlage des Keimstreifes und seine Versenkung unter die Embryonalhüllen wird die Genitalanlage an das hintere Ende des Keimstreifes auf dessen Innenseite verdrängt und rückt, wenn dieser sich nach der Rückenseite umbiegt, gleichfalls an die Dorsalseite des Eies. Mittlerweile geht die Bildung der Mesodermzellen vor sich, welche die Genitalanlage vom Ectoderm trennen und auf den Dotter zuschieben. Die Keimzellen sind jetzt schwierig vom Mesoderm zu unterscheiden und gruppieren sich, sobald die Verschmelzung der Cölomhöhlen erfolgt ist, in zwei cylin-

drischen Anlagen, deren jede von einer mesodermalen Zellscheide umgeben ist. Wie Fig. 8 der Taf. IX illustriert, gelangen dann die paarigen Genitalanlagen in die Dorsalregion des Cöloms, das von mesenchymatischem Gewebe erfüllt ist. Bei 10 Tage alten Embryonen haben sich die Anlagen der medianen Dorsalregion genähert und unterliegen bis zum Auskriechen der Larve keinen weiteren Veränderungen. Also auch hier wurde schließlich ein in Verbindungtreten der Genitalzellen mit den dorsalen Teilen des Cöloms konstatiert.

Neuerdings hat SCHWANGART auch bei *Endromis* die Genitalanlage kurz nach Beendigung der Blastodermbildung aufgefunden zu einer Zeit, wo von einem Mesoderm noch nicht die Rede sein kann. Bei der Mesodermbildung löst sich die Genitalanlage in einzelne Zellgruppen auf und ist nach dem Einsenken ins Mesoderm nur noch schwer von diesem zu unterscheiden. Die Genitalzellen sollen nicht in die viscerale Cölomwandung eindringen.

Die Literaturbesprechung bezüglich der Entstehung der Genitalorgane hiermit abschließend, werde ich bei der Darstellung meiner eignen Beobachtungen wieder darauf zurückkommen müssen.

Eigne Beobachtungen.

Besonders die zuletzt erwähnten Untersuchungen LÉCAILLONS schienen mir darauf hinzudeuten, daß gerade die Coleopteren-Embryonen ein günstiges Objekt für den Nachweis einer frühzeitigen Sonderung der Genitalzellen sein würden und daß die negativen Resultate früherer Arbeiten auf die damals unvollkommener ausgebildete Technik zurückzuführen seien. Ich wählte als Untersuchungsobjekt *Tenebrio molitor*, weil dieses Tier den großen Vorteil einer leichten Beschaffung aller Entwicklungsstadien bietet und auch bisher auf diese Verhältnisse hin noch nicht untersucht worden war.

Obwohl ich jedoch eine große Zahl von Embryonen studierte und die allerverschiedensten Methoden in reichster Abwechslung angewendet habe — in meiner Untersuchungstechnik sind nur deren wenige aufgeführt — so war es mir keineswegs möglich, bei meinem Objekt das Auftreten der Keimorgane bis in die frühesten Entwicklungsstadien hinein zu verfolgen. Mit absoluter Sicherheit konnte ich vielmehr die Genitalanlage erst dann erkennen, wenn bereits das Mesoderm der hinteren Keimstreifpartie sich in Ursegmente gesondert hat. Allerdings habe ich schon zur Zeit, in der die Mesodermbildung vor sich geht und die Amnionfalte sich erhebt, eine Zellengruppe stark im Verdacht, daß sie die Genitalanlage darstellt, aber der un-

geheuren Ähnlichkeit halber mit dem anstoßenden Mesoderm möchte ich mit einem bestimmten Urteil noch zurückhalten. Da meine Resultate also mit denen LÉCAILLONS nicht übereinstimmen, sehe ich mich genötigt, auch auf die allerersten Entwicklungsvorgänge näher einzugehen, um zu demonstrieren, daß bei *Tenebrio molitor* nicht die gleichen Verhältnisse obwalten, wie bei den Chrysomeliden. Jedenfalls kann hier nach den von mir erhaltenen Befunden von einem Zurückverfolgen der Keimzellen bis ins Blastodermstadium keine Rede sein.

1. Entwicklungsvorgänge bis zum Auftreten der Genitalzellen.

Die Embryonalentwicklung von *Tenebrio molitor* ist meines Wissens noch nicht untersucht worden. CARRIÈRE hat die Absicht gehabt, ist aber leider durch den Tod dieser Arbeit entrissen worden. Nur von HENKING (2) liegen Angaben bezüglich der Richtungskörperbildung vor.

Das frisch abgelegte Ei von *Tenebrio molitor* hat länglich-ovale Gestalt, ist etwa $1^1/_2$ mm lang und halb so breit. Am Vorderende ist es mehr zugespitzt, hinten dagegen breiter und meist ein wenig eingebuchtet. Es lassen sich deutlich drei Eihüllen unterscheiden, nämlich das dem Dotter eng anliegende Oolemma, ferner das darüber liegende Chorion und schließlich eine äußere Secrethülle. Die Eier sind meist etwas in der Längsachse gekrümmt, wie es auch bei andern Insektenembryonen beobachtet worden ist, doch steht diese Krümmung in keiner Beziehung zur späteren Anlage des Keimstreifes. Meines Erachtens wurde vielmehr die Krümmung des Eies durch die Art und Weise der jedesmaligen Befestigung am Wollstoff bedingt.

Das Ei selbst ist mit einer ungeheuren Menge Nährmaterials erfüllt. Einmal sind es kleinere und größere Dotterschollen, die, in dichter Zahl auf einen kleinen Raum zusammengepreßt, sich gegenseitig polygonal abplatten. Sowohl in der Peripherie als auch im Centrum des Eies liegen feinere Dotterelemente, während in der Zwischenzone gröbere Dotterschollen lagern. Ein Übergang in der Größe findet jedoch nur ganz allmählich statt. Des weiteren sind noch Fetttropfen im Ei enthalten, die bei der Konservierung mitunter aus dem Ei heraustreten und als stark lichtbrechende Tropfen zwischen Eiperipherie und Dotterhäutchen erkennbar werden.

Ringsum an der Peripherie gewahrt man eine äußerst feinkörnige Plasmazone, das bekannte Keimhautblastem (WEISMANN); von einem inneren Keimhautblastem konnte ich nichts bemerken.

Doch auch das Innere des Eies wird von Plasma durchzogen, wenn letzteres auch infolge der Mächtigkeit des dort angehäuften Nährmaterials gezwungen ist, sich in sehr feinen Verästelungen zwischen den Dotterpartikelchen hindurchzuziehen. Von der Existenz dieses inneren reticulären Plasmas konnte ich mich an jungen normalen Eiern überzeugen, besonders deutlich aber an unbefruchteten Eiern.

Das jüngste Entwicklungsstadium, das mir zur Verfügung stand, ist bald nach der Eiablage fixiert und repräsentiert einen Moment, kurz nachdem die Richtungskörperbildung erfolgt ist. Die Abschnürung der Richtungskörper bei *Tenebrio molitor* ist bereits von Henking (2) untersucht worden. Ich kann seine Befunde bestätigen. Das in Frage stehende Ei ist nahezu median getroffen und als Fig. 1 in der Weise dargestellt, daß zwei nebeneinander liegende Schnitte in der Zeichnung kombiniert wurden. Fast genau in der Mitte der Längsseite des Eies sieht man, wie sich die Peripherie in sanftem Bogen gegen das Eiinnere einsenkt, und wie in dieser Einbuchtung, durch einen deutlichen Zwischenraum von der Eioberfläche getrennt, ein discusförmiges Richtungskörperchen *rk* gelagert ist, das aber in seiner hinteren Partie mit dem Ei zusammenhängt. In dem Richtungskörper liegt eine Vacuole, über und neben welcher sieben schwarze Chromatinpunkte sichtbar sind. Wir haben es hier offenbar mit dem ersten Richtungskörper zu tun. An der Einbuchtungsstelle befindet sich im Ei eine große Plasmaansammlung, und in ihr ein relativ großer Kern, der von einem helleren Plasmahof umgeben wird. Dieser Kern *spk* zeigt in seinem Inneren deutliche Chromatinschleifen und scheint, da Spuren von einem zweiten Richtungskörper nicht vorhanden sind, mit dem von Henking aufgefundenen Spaltkern identisch zu sein, aus dem also durch erneute Teilung der zweite Richtungskörper und der ♀ Vorkern hervorgehen. Mit diesem Plasmahofe des Spaltkerns in Verbindung erscheint nach dem Eiinnern zu eine zweite Plasmaansammlung, in der ein Samenfaden *sp* liegt, der offenbar später mit dem ♀ Pronucleus verschmilzt. Ich konnte anderweitig im Ei noch mehrere Samenfäden wahrnehmen; da aber das Ei ein durchaus normales Aussehen hat, bin auch ich der Meinung, daß diese Polyspermie in keiner Weise einen schädigenden Einfluß ausübt. Die von Heider ausgesprochene Vermutung, daß die Verschmelzung des ♂ und ♀ Pronucleus in der Nähe des Richtungskörpers stattfände, dürfte sich also für mein Objekt als zutreffend erweisen.

Sobald nun der erste Furchungskern gebildet ist, rückt dieser

in das Eicentrum, denn bald erfolgen hier mitotische Kernteilungen, und die einzelnen Furchungskerne rücken, von einer größeren Plasmainsel umgeben, gleichmäßig gegen die Eiperipherie vor. Die Plasmainseln besitzen ausgedehnte, amöboide Fortsätze, vermöge deren einmal ein leichteres Durchqueren des Dotters ermöglicht und anderseits ein innigerer Connex mit der Nährsubstanz erzielt wird. Die Teilung der Furchungskerne ist eine indirekte und geschieht gleichzeitig, so daß man im Ei entweder nur in Teilung begriffene oder nur ruhende Furchungskerne antrifft. Ich konnte mich davon überzeugen, daß der Eintritt der Furchungskerne in die Peripherie an den Eipolen etwas später erfolgt als in der Eimitte. Betrachtet man solch ein junges Blastodermstadium auf einem Querschnitt, so zeigen sich noch große Lücken zwischen den in die Peripherie eingetretenen Furchungskernen, welche nach Besitzergreifung des im Keimhautblastem vorgefundenen Plasmas sich nach außen hin zellenartig abgrenzen, während gegen den Dotter die Pseudopodien noch ausgestreckt bleiben. Nachdem jedoch auch diese eingezogen, findet eine äußerst lebhafte gleichzeitige Teilung in tangentialer Richtung statt, wodurch sich die erwähnten Lücken mit Zellenmaterial ausfüllen, so daß schließlich eine kontinuierliche Zellenschicht den Eidotter rings umgrenzt, womit das Blastodermstadium erreicht wird.

Auf der Wanderung der Furchungskerne in die Peripherie bleibt eine große Menge von Kernen im Dotter zurück, welche das reticuläre Plasma des Dotters in amöboider Strahlung um sich formieren und zu Dotterzellen werden. Anfangs den Blastodermzellen noch ähnelnd, verraten sie jedoch bald ihre andre Natur, indem sich besonders die Kerne erheblich vergrößern. Ferner ist noch für die Dotterzellen typisch das durch Auseinanderweichen des Chromatins an die Kernmembran hervorgerufene vacuolenhafte Aussehen der Kerne, dann auch die amöboide Gestalt der Zellen, welche der assimilierenden Tätigkeit entspricht, und schließlich die stets direkt erfolgende Zellteilung, die schon auf einen degenerativen Charakter hinweist. Von früheren Beobachtern (Heymons, Lécaillon u. a.) ist schon eingehend über diese Dotterzellen berichtet worden, so daß ich mich nicht weiter darauf einzulassen brauche, zumal ich weder Neues noch Abweichendes für mein Objekt beifügen kann.

Das Blastodermstadium ist nach Ablauf des ersten Entwicklungstages erreicht. Die Blastodermzellen sind kubisch und anfänglich in der ganzen Runde von gleichem Aussehen. Ich muß im Gegensatz zu Lécaillons Befunden an Chrysomeliden ausdrück-

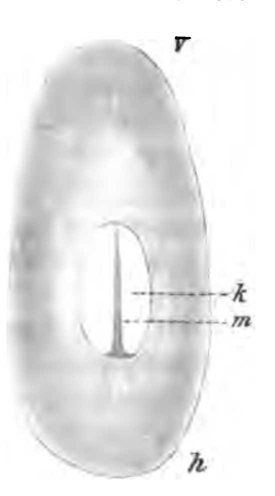
lich betonen, daß bei *Tenebrio molitor* zu dieser Zeit noch keine Spur von Genitalzellen sichtbar ist.

Bei der Weiterentwicklung verändert sich das Blastoderm in der Weise, daß sich das Epithel auf der späteren Dorsalseite des Embryo zu einem Plattenepithel umgestaltet, während es auf der Ventralseite kubisch bleibt, sich aber von dort aus nach den Seiten hin zu einem Cylinderepithel entwickelt. Von diesen lateralen Partien aus, den sogenannten »Seitenplatten« (Heymons), findet eine lebhafte Zelleinwanderung in den Dotter statt. Dieses Stadium zeigt eine große Ähnlichkeit mit dem von Heymons (2) auf Taf. I in Fig. 4 abgebildeten *Forficula*-Ei. Auch ich stellte fest, daß die auswandernden Zellenelemente einen durchaus degenerativen Charakter trugen, indem der Kern aus der Mitte des Zellkörpers in die Peripherie rückte und dort seiner Auflösung entgegenschritt. Zuerst ballt sich das Chromatin zu intensiv schwarzen Körnern zusammen, dann treten Vacuolen in der Zelle auf, die schließlich platzen und dadurch der Zelle ein halbmondförmiges Aussehen verleihen. Jeder Kontur eines Kernes verschwindet, und die Zelle geht bald einem völligen Zerfall entgegen. Wir haben es also bei dieser ersten Zellenimmigration mit Paracyten zu tun. Doch fällt ihr massenhaftes Auftreten erst in eine spätere Zeit, wenn die Mesodermbildung vor sich geht.

Die Seitenplatten nehmen nun durch Zellvermehrung eine größere Mächtigkeit an und rücken gegen den hinteren Eipol hin ventralwärts näher zusammen, wodurch der Anstoß zur Keimstreifbildung gegeben wird. Die einzelnen Entwicklungsvorgänge spielen sich nun rasch hinter- und nebeneinander ab. Sobald die Seitenplatten auf der Ventralseite hinten zusammentreffen, setzt in der Mittellinie eine äußerst energische Zellvermehrung ein, die von hinten nach vorn fortschreitet. Von dieser Mittellinie aus ist die Zelleneinwanderung ins Eiinnere so intensiv, daß es zu einer Rinnenbildung kommt. Die Einbuchtung ist besonders auf Querschnitten durch die hintere Eiregion (Fig. 2) deutlich wahrzunehmen, während die Rinne nach vorn zu viel flacher wird, um ganz vorn in das unverändert gebliebene kubische Epithel des Blastoderms überzugehen.

Betrachtet man um diese Zeit ein Ei in der Aufsicht, so erkennt man die ersten Spuren eines Keimstreifs. Umstehende Textfigur 1 illustriert, wie etwas hinter der Mitte der Ventralseite eine länglich ovale Bildung entsteht, die sich durch ihre weißlichere Färbung deutlich von dem übrigen Ei abhebt. Vom hinteren Pol dieser Ellipse beginnend erstreckt sich in der Richtung des größten Längsdurch-

messers ein dunkler, schmaler Streifen, der hinten am mächtigsten ist, nach vorn sich aber allmählich verliert. Dieser Streif repräsentiert die Rinnenbildung, also die Stelle, an der die größte Zelleneinwanderung stattfindet. Diese einwandernden Elemente sind als Mesodermzellen anzusprechen. Sie unterscheiden sich im äußeren Aussehen in keiner Beziehung von den Ectodermzellen des Keimstreifs, aus denen sie hervorgewuchert sind. Die Größe der Kerne und die Chromatinverteilung in ihnen ist genau die gleiche wie beim Ectoderm. Nur vermißt man beim jungen Mesoderm eine epitheliale Anordnung der Zellen.



Textfig. 1.

Mit dieser Mesodermabspaltung geht gleichzeitig ein andrer Prozeß Hand in Hand, das ist die Versenkung des Keimstreifs unter die Embryonalhüllen. Bisher hatte die ganze Embryonalanlage dem Oolemma dicht angelegen; die drei Eihäute waren der einzige Schutz für den Embryo gewesen. Am Hinterende des Keimstreifs macht sich nun eine Einstülpung bemerkbar, die immer tiefer wird und sich parallel der Blastodermumkleidung nach hinten wendet. Hierdurch kommt es zur Bildung der sogenannten »Amnionfalte«, welche die hintere Keimstreifpartie aus ihrer superficiellen Lage in den Dotter hineindrängt. Kurze Zeit darauf erfolgt dann auch die Erhebung der Amnionfalte zu den Seiten und am Vorderende des Embryo. Diese anale, orale und lateralen Amnionfalten wachsen immer mehr aufeinander zu, bis sie schließlich verschmelzen und dadurch den Keimstreif vollkommen überbrücken. Es ist hierdurch zur Bildung der Serosa und des Amnions gekommen. Zwischen Amnion und Keimstreif liegt die Amnionhöhle, die anfangs noch geräumig ist, später aber dadurch sehr verengt wird, daß sich das Amnion dem Keimstreifen dicht anlagert. Die Serosa stellt ein in sich zurücklaufendes Plattenepithel dar.

Die Fig. 3 meiner ersten Tafel veranschaulicht die Erhebung der Amnionfalte am Hinterende des Keimstreifs auf einem Sagittalschnitt. Ich weise deshalb besonders auf diesen Schnitt hin, weil man hier aus der sich einstülpenden Ectodermpartie eine Zellengruppe *gx* austreten sieht, die ich für die Genitalzellen halten möchte. Es liegt mir fern, dies mit Sicherheit behaupten zu wollen, denn die

Erkennung der Keimzellen in diesen frühen Entwicklungsstadien ist außerordentlich schwierig. Das Hauptkriterium für die Genitalzellen in späterer Zeit ist die Kernstruktur, die Anordnung des Chromatins im Nucleus, wodurch sie sich später jederzeit von Körperzellen unterscheiden lassen. Dieses Erkennungsmerkmal ist aber in so früher Zeit, wo die erwähnte Zellgruppe sichtbar wird, noch nicht gegeben. Die Kernstrukturen der Ectodermzellen, des Mesoderms und der Zellgruppe *gz* sind so übereinstimmende, daß auf dieses Kriterium hin die Isolierung der Zellgruppe von den übrigen Zellen sehr gewagt erscheinen muß. Was mich aber dennoch auf die Vermutung brachte, in der Zellgruppe *gz* Genitalzellen vor mir zu haben, war besonders die auffallend blassere Färbung derselben, ein Merkmal, das die Keimzellen auch immer in späteren Perioden darbieten. Auch schien es mir, als ob die Kerne in größerem Abstande voneinander gelagert seien als es bei den übrigen Zellen der Fall ist, was auch späterhin für die Genitalzellen immer zutrifft.

Auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 4) habe ich dann auf einem Sagittalschnitte die gleiche Zellengruppe wiedergefunden. Sie ist hier schon etwas weiter aus dem Ectoderm herausgerückt, hat sich abgerundet und erscheint dadurch als ein in sich schon mehr abgeschlossenes Zellenhäufchen.

Beim Vergleiche der Fig. 3 und 4 ist zu beachten, daß sie in entgegengesetzter Lage gezeichnet wurden. Es würde demnach erst das Spiegelbild der einen Figur der andern völlig entsprechen.

In den Fig. 3 und 4 bieten die Dotterzellen interessante Verhältnisse dar. Sie liegen nämlich in großer Zahl und in fast gleichmäßigem Abstande in unmittelbarster Nähe des Keimstreifens und führen diesem den verflüssigten Dotter zu. Ich habe unter *dz* solche Zellen abgebildet. Ihr Kern ist sehr groß und blaß; das Chromatin hat sich ausschließlich an der Kernmembran in dunklen Körnern angesammelt, wodurch der Kontur des Nucleus scharf hervorgehoben wird. Beim ersten Blick könnte man auf die Vermutung kommen, daß diese Dotterzellen zugleich mit dem Mesoderm aus dem Ectoderm hervorgewuchert seien, doch steht dieser Auffassung der fortgeschrittene Entwicklungszustand der Dotterzellen entgegen. Junge Dotterzellen besitzen einen viel kleineren, bedeutend lebhafter gefärbten Nucleus. Wohl sieht man Zellen vom Keimstreif sich lösen, die bald Regenerationserscheinungen aufweisen, doch sind dies die schon besprochenen Paracyten.

Querschnitte sind zur Erkennung der vermutlichen Genitalzellen-

gruppe noch ungünstiger. Das in Figur 5 abgebildete Stadium entspricht dem Längsschnitt Fig. 4 und ist durch die Zellgruppe *gx* geführt. Man sieht dieselbe scheinbar isoliert im Dotter liegen, da sie von der hinteren Blastodermeinstülpung, die zur Bildung des Amnions führt, am weitesten in den Dotter vorgeschoben ist. Besondere Eigentümlichkeiten bieten auch jetzt die einzelnen Zellen noch nicht. Ich möchte diese geringe Differenzierung darauf zurückführen, daß die Genitalzellen, ebenso wie die jungen Mesodermzellen, zu dieser Zeit mit Nährstoffen überladen sind und dadurch ein gleichartiges Aussehen gewinnen. Figur 5 demonstriert, wie Paracyten und Dotterzellen einen förmlichen Kranz um die Zellgruppe *gx* bilden und ihr in intensiver Weise Nährmaterial zuführen. Erst wenn die Zellen diese Nährsubstanz verarbeitet und dadurch die Möglichkeit zur weiteren Entwicklung und Differenzierung gewonnen haben, tritt der eigentliche Grundcharakter der einzelnen Zellenelemente wirklich hervor.

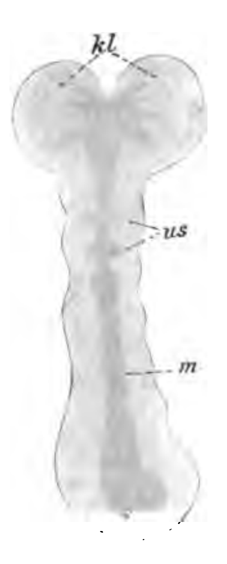
Ebenso wie es von andern Käferembryonen beschrieben worden ist, beginnt nun ein starkes Längenwachstum. Es wächst das Hinterende des Keimstreifs, immer parallel der Serosa, am hinteren Eipol vorüber und schlägt sich allmählich nach der Dorsalseite des Eies um. Dadurch wird das Hinterende vollkommen immers, während Vorderende und Mitte des Embryo vorläufig noch ihre superficielle Lage beibehalten. Bei Beginn dieser Umwachsung lassen sich am Keimstreif die ersten Spuren einer Segmentierung wahrnehmen. Das Ectoderm buchtet sich in regelmäßigen Intervallen ein, und bald folgt auch das Mesoderm diesem Vorgange, indem sich aus der regellosen Mesodermmasse in segmentaler Folge Partien sondern und sich zu anfangs soliden Zellgruppen abrunden. Dieser ganze Segmentierungsprozeß schreitet vom Vorderende des Embryo nach hinten fort.

Mir standen mehrere Stadien zur Verfügung, die den Beginn der Segmentierung an lückenlosen Sagittalschnitten auf das deutlichste zeigen. Gleichwohl ist es mir aber eine völlige Unmöglichkeit gewesen, hier die Genitalzellen herauszufinden. Mit Rücksicht darauf nun, daß nach vollendeter Segmentierung die Genitalzellen viel weiter vorn anzutreffen sind, nehme ich an, daß die Geschlechtszellen bei beginnender Segmentierung vom hinteren Keimstreifende auf der Mesodermmasse entlang nach vorn gleiten. Die Genitalzellen bleiben hierbei wohl in Zusammenhang und in einer Gruppe vereint, lassen sich aber vom darunterliegenden Mesoderm infolge einer ähnlichen Überladung mit Nährstoffen nicht unterscheiden. Auch Lécaillon

betont, daß zu dieser Zeit die Keimzellen sehr wenig vom Mesoderm differieren, obwohl sie vorher deutlich zu erkennen waren. Ebenso konnte SCHWANGART bei *Endromis* um diese Zeit nur mit Mühe die Genitalzellen vom Mesoderm unterscheiden.

Während der Keimstreif bei beginnender Segmentierung nur in seiner hinteren Partie immers ist, wird durch das Herumwachsen des Hinterendes auf die Dorsalseite das Vorderende des Embryo gleichsam mit in die Höhe gezogen, so daß die Dotterschollen auch vorn zwischen Amnion und Serosa wandern und hierdurch den ganzen Keimstreif mit Ausnahme des Kopfteiles immers machen. Gleichzeitig gewahrt man in der Vorderregion die Ausbildung der Cölomsäcke.

An einem Aufsichtsbilde, wie es Textfig. 2 darstellt, kann man die Entstehung der Ursegmente verfolgen. Wir sehen, wie sich der ganze Keimstreif bedeutend in die Länge ausgezogen hat und schon die beiden Kopflappen und eine Schwanzregion unterscheiden läßt. In der Medianlinie des Embryo erstreckt sich ein dunkler Streifen von wechselndem Kaliber, der dem Mesoderm entspricht. Die Textfig. 2 zeigt ferner, wie das Mesoderm besonders stark in der Schwanz- und in der Kopfregion entwickelt ist, und daß es sich gleich hinter den Kopflappen lateralwärts in Ursegmente auszuziehen beginnt. Auf Querschnitten sieht man vollends, wie sich das median entstandene Mesoderm nach den Seiten hin ausdehnt und auch den Lateralpartien des Ectoderms dicht anlagert. Nach kurzer Zeit treten dann durch Auseinanderweichen der Zellen in diesen lateralen Mesodermabschnitten Hohlräume auf, das sogenannte Cölom. Während der Prozeß der Cölombildung von vorn nach hinten fortschreitet, wächst die Schwanzregion auf die Dorsalseite des Eies hinüber.



Textfig. 2.
Junger Keimstreif.

Ich gebe nun von einem Embryo, dessen Vorderende bereits die Cölombildung aufweist, und dessen Schwanzregion den hinteren Eipol bereits umwachsen hat, einen Transversalschnitt durch die Abdominalregion wieder, der aufs neue eine Zellengruppe erkennen läßt, die ich für die Genitalzellen ansehen möchte. Solch durch die

Schwanzregion geführter Querschnitt trifft den Embryo zweimal; einmal auf der Ventralseite des Eies und dann nochmals das auf der Dorsalseite liegende Hinterende. Ich bilde jedoch nur den erstgenannten, ventralen Teil des Keimstreifs ab, weil er allein für meine Erörterungen in Frage kommt. Figur 6 veranschaulicht also einen Querschnitt durch ein künftiges Abdominalsegment. Die Seitenwandungen desselben sind kräftig entwickelt und V-förmig zueinander gelagert. In der hierdurch gebildeten Einsenkung liegt heller gefärbtes Mesoderm *m* und darüber, durch einen zarten Kontur von ihm getrennt, eine in sich abgeschlossene Zellgruppe *gx*, in der ich die Genitalanlage zu erblicken glaube. Ihre Kerne gleichen in Größe und Aussehen den Mesodermkernen, obwohl mir schien, daß in ersterem das Chromatin etwas schärfer zum Ausdruck kam. Die Genitalanlage ist noch unpaar, doch nimmt man deutlich ein Bestreben wahr, sich nach den Seiten hin auszudehnen, und ebenso scheint mir die seichte Einbuchtung an ihrem oberen Rande auf eine bald in lateraler Richtung erfolgende Durchschnürung hinzudeuten. Doch dürfte sich wohl der Übergang der einheitlichen Genitalanlage in die paarige erst zu dem Zeitpunkte vollziehen, wo sich der ursprünglich medial verlaufende und einheitliche Mesodermstreifen lateralwärts auszudehnen und in die Cölomsäckchen zu differenzieren beginnt.

Mit dem dritten Entwicklungstage ist die Umwachsung am hinteren Eipole am weitesten gediehen. Der Keimstreif erstreckt sich alsdann, vom vorderen Eipol beginnend, über die ganze Länge der Ventralseite des Eies hin und schlägt sich hinten dann noch um etwa ein Fünftel seiner ganzen Ausdehnung nach der Dorsalseite um; er ist bis auf die Kopfregion immers geworden. Die Bildung der Ursegmente ist bis zum Schwanzende fortgeschritten, womit auch die Segmentierung eine durchgreifende geworden ist. Es lassen sich dann am Abdomen deutlich elf Segmente unterscheiden.

Die Fig. 7 stellt die Abdominalregion eines jungen Embryo aus dieser Entwicklungsperiode dar. Man sieht, wie der Keimstreif tief in den Dotter versenkt ist und in seiner ganzen Länge eine deutliche Segmentation aufweist. In jedem Segment ist ein Cölomsäckchen zu erkennen, nur im elften Abdominalsegmente liegt noch eine undifferenzierte Mesodermmasse *m*, die einer Einstülpung dicht angeschmiegt ist, welche sich am hintersten Ende des Keimstreifs bemerkbar macht. Das Ectoderm schiebt sich hier weit in den Dotter vor und schreitet zur Bildung des Enddarmes, dessen Lumen auf der Zeichnung nicht sichtbar ist, weil der Schnitt kein medianer ist.

Dieser Sagittalschnitt ist für mich deswegen von höchster Bedeutung geworden, weil ich auf ihm zum ersten Male mit absoluter Sicherheit die Genitalzellen nachweisen konnte. Sie erscheinen am Vorderende des siebenten Abdominalsegmentes tief eingesenkt in das Cölomsäckchen als ein kompaktes Zellhäufchen, das sich schon bei schwächerer Vergrößerung deutlich infolge der blassen Färbung zu erkennen gibt. [Im Gegensatz zu Lécaillon habe ich immer gefunden, daß die Genitalzellen weniger Farbstoff aufspeichern als die Körperzellen. Heymons (2) und Brauer (1 und 2) liefern übrigens auch Abbildungen, aus denen eine hellere Färbung der Genitalzellen ersichtlich ist!] Die Genitalanlage ist jetzt aber schon paarig entwickelt und wiederholt sich — wie die Durchmusterung dieser sagittalen Schnittserie ergibt — auf der andern Körperseite genau an der analogen Stelle.

In Fig. 8 habe ich das siebente Abdominalsegment in vergrößertem Maßstabe wiedergegeben. Die Genitalanlage bietet sich jetzt dar als ein ziemlich voluminöses, längliches Säckchen, das sich auch noch über die Segmentgrenze hinüber ein wenig in das sechste Abdominalsegment erstreckt. Sie hat durch ihre Anwesenheit die volle Entfaltung des siebenten abdominalen Ursegmentes verhindert, denn, wie die Zeichnung lehrt, hat sich die Cölomhöhle auf einen kleinen Raum beschränken müssen, während die Cölomsäcke der andern Segmente das Cölom in normaler Ausdehnung erkennen lassen. Die Kerne der Genitalzellen sind von nun an durch ihre eigenartige Struktur immer sofort kenntlich, denn das Chromatin sondert sich in kleine runde Körnchen, die zumeist in der Nähe der Kernmembran lociert sind. Indem die übrige Kernsubstanz wenig Farbstoff aufnimmt, heben sich die Chromatinkörner besonders scharf von ihrer Umgebung ab, und die Nuclei gewinnen hierdurch eine feine, aber markante Punktierung. Das Plasma der Genitalzellen erscheint homogen und zart gefärbt.

Gewiß ist sehr auffallend, daß die Genitalanlage wie mit einem Schlage deutlich erkennbar wird. Dieser Umstand machte mir viel Kopfzerbrechen. Mit Rücksicht auf die auch in der Figur ersichtliche, nahe Beziehung zur Segmentgrenze des sechsten und siebenten Abdominalsegmentes, kam ich anfänglich auf den Gedanken, daß die Genitalzellen wirklich erst jetzt ihren Ursprung nähmen und durch eine intersegmentale Auswanderung von Zellen entstehen möchten. Einen ähnlichen Fall hatte ja auch Heymons (1) bei *Phyllodromia* beobachtet, wenn auch dort Keimzellen früherer und andrer Ent-

stehung bereits vorhanden waren. Verschiedene Gründe sprechen jedoch gegen eine derartige Bildung der Geschlechtszellen. Der ganze Habitus des Cölomsäckchens im siebenten Abdominalsegment würde meines Erachtens ein andrer sein müssen, wenn die Genitalanlage erst jetzt intersegmental hervorgewuchert wäre. Sie wäre schwerlich imstande gewesen, ein Ursegment, das sich in normaler Lagerung über die ganze laterale Partie eines Segmentes ausdehnt, in derartig monströser Weise zu komprimieren. Vor allem würden die in Fig. 8 mit einem Sternchen bezeichneten vier Kerne, welche der ventralen Wandung des Ursegments angehören, nicht in ihrer normalen Lagerung anzutreffen sein, die darauf hindeutet, daß von unten, d. h. vom Ectoderm des siebenten Abdominalsegmentes her, kein Druck, keine Auswanderung von Zellen stattgefunden haben kann. Sonst wären zweifellos die vier besagten Kerne mit in die Höhe gedrängt, und es müßte naturgemäß eher ein dorsaler als ein ventraler mesodermatischer Zellsaum an der Genitalanlage wahrzunehmen sein. Die eigentümliche Gestalt unsres Cölomsäckchens erklärt sich aber viel einfacher, wenn man annimmt, daß schon während der segmentalen Abgrenzung des Mesoderms die Geschlechtszellen am siebenten Abdominalsegmente anlangen und dann einer regulären Ausbildung des hier auftretenden Ursegmentes im Wege stehen. Da letzteres jedoch wie jedes andre ein Cölom von regulärer Ausdehnung zu schaffen trachtet, so drängt es seine Zellen der Genitalanlage entgegen, doch weicht diese dem Drucke nicht aus, denn ihr wohnt das Bestreben inne, mit der Cölomwandung in innige Beziehung zu treten, in sie einzudringen, was auch später — wie wir sehen werden — geschieht.

Daß sich früher die Keimzellen hier nicht unterscheiden ließen, führte ich bereits darauf zurück, daß damals von einer großen Anzahl Dotterzellen allen Zellen in gleicher Weise bedeutende Mengen Nährmaterials zugeführt wurden; wegen dieser starken Überladung mit Nährstoffen konnte sich der wahre Charakter der Zellen nicht vorher geltend machen. Fig. 7 zeigt aber, wie jetzt nur noch wenige Dotterzellen am Keimstreif liegen, daß die große Nährstoffaufnahme, die zur Weiterentwicklung des jungen Keimstreifs erforderlich war, als beendet angesehen werden kann. Die einzelnen Zellen haben sich jetzt vielmals geteilt, dabei die in ihnen aufgespeicherte Nährsubstanz verbraucht, und so tritt mit der Differenzierung erst das Eigentümliche der einzelnen Zellen zutage.

Sodann spricht nach meiner Überzeugung das paarige Vorhanden-

sein der Genitalanlage zweifellos dafür, daß schon in einer weit früheren Zeit ihre Abtrennung erfolgt sein muß. Die Paarigkeit der Genitaldrüsen ist sicherlich ein fortgeschrittener Entwicklungszustand. Ebenso kann ich mir nicht denken, daß sich durch eine erst vor kurzem geschehene Zelleneinwanderung diese schon weit entwickelte Geschlechtsanlage gebildet haben soll, welche paarig, ziemlich voluminös, durch einen Kontur deutlich abgegrenzt ist, und deren Kernverhältnisse darauf hinweisen, daß im Innern ein gewisser latenter Zustand obwaltet. Die ganze Genitalanlage, wie sie uns in Fig. 8 entgegentritt, macht vielmehr den Eindruck einer schon längere Zeit selbständigen Organanlage, und ich glaube ja, ihre zeitigere Entstehung nachgewiesen zu haben, wenn mir auch in der Entwicklungsreihe ein einziges Zwischenstadium ihr Vorhandensein nicht verriet. Träte auch auf diesem Zwischenstadium die auf den Fig. 3—6 beschriebene Zellengruppe in Erscheinung, so würde ich nicht das geringste Bedenken tragen, sie mit Sicherheit als die Genitalanlage anzusprechen, zumal die äußere Ähnlichkeit mit der unzweifelhaften, auf den Fig. 7 bzw. 8 dargestellten Genitalanlage eine sehr weitgehende ist.

Hiermit hätte ich nun den ersten Abschnitt meiner Untersuchungen zu Ende geführt, dessen Resultate ich nochmals in Kürze wiederholen möchte:

Bei *Tenebrio molitor* tritt im Gegensatz zu den Chrysomeliden (Lécaillon) eine Differenzierung der Genitalzellen zur Zeit des Blastodermstadiums noch nicht ein. Dagegen halte ich für wahrscheinlich, daß ihre Loslösung vom Ectoderm am hinteren Keimstreifende erfolgt, sobald sich die hintere Amnionfalte erhebt und die Mesodermbildung im Gange ist. Beim Vorwärtsdringen der sich segmental anordnenden Mesodermmasse schiebt sich auch die noch unpaare Genitalanlage weiter nach vorn und gelangt vor Ausbildung der Ursegmente an die Grenze des sechsten und siebenten Abdominalsegments. Durch eine Teilung in lateraler Richtung wird sie paarig und tritt mit den inzwischen ausgebildeten Cölomsäcken des siebenten Abdominalsegments in Verbindung. Erst von diesem Zeitpunkt an ist die Genitalanlage bei *Tenebrio molitor* mit Sicherheit zu erkennen.

2. Verhalten der Genitalanlage bis zum Beginn des Larvenstadiums.

Der Keimstreif von *Tenebrio molitor*, wie wir ihn zuletzt betrachteten, ist in seiner hinteren Partie invaginiert und immers, am

Vorderende dagegen überwachsen und superficiell. Er schließt sich somit dem Übergangstypus an, wie er schon von einigen Coleopteren bekannt ist und in besonders klårer Weise von HEIDER an *Hydrophilus* demonstriert wurde. Die Genitalzellen lassen sich von nun an immer sofort deutlich erkennen, da sie während der ganzen embryonalen Periode ihr charakteristisches Aussehen bewahren. Man sollte meinen, daß bei den nun sich abspielenden, komplizierten Entwicklungsvorgängen und der damit verbundenen intensiven Zellvermehrung die Genitalanlage nur äußerst schwer zu verfolgen wäre. Da jedoch die Keimzellen von jeder Gewebsbildung ausgeschlossen sind und auch vorläufig in einem gewissermaßen latenten Zustande verharren, so tritt der Unterschied, in dem sie sich zu den Somazellen befinden, um so schärfer hervor. Die eigentliche Ausbildung der Geschlechtsorgane fällt ja erst in die postembryonale Periode, wenn auch allerdings die Differenzierung der Geschlechter noch am Ende der embryonalen Entwicklung stattfindet. Aber im großen und ganzen verhalten sich die Keimzellen mehr passiv wie aktiv, sie nehmen an der jetzt in den Vordergrund tretenden Entwicklung des Körpers nicht teil, sondern lassen sich von ihrer Umgebung gewissermaßen fortschieben, bis sie ihren Bestimmungsort erreichen.

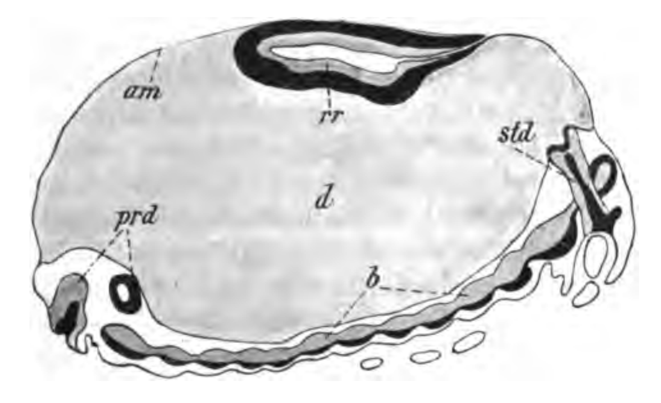
Das weitere Verhalten der Genitalanlage läßt sich nicht genau schildern, ohne auch die anderweitigen Entwicklungsvorgänge im Abdomen zu berücksichtigen, was ich — soweit es vonnöten ist — in aller Kürze tun werde.

In einem Stadium, wie es Fig. 7 repräsentiert, sind von ectodermalen Organen in Anlage begriffen das Proctodäum (am Vorderende entsprechend das Stomatodäum) und das Bauchmark, welch letzteres aus der Figur nicht ersichtlich ist, da der Schnitt kein medianer ist. Ich will nur kurz bemerken, daß die Ganglienkette ihren Ursprung nimmt aus Neuroblasten, die sich an Größe vor allen andern Zellen hervortun und aus der Medianlinie des daselbst wulstförmig verdickten Ectoderms hervorwuchern. Die weitere Differenzierung ist für uns nicht von Belang. Dagegen erkennt man auf Fig. 7 deutlich den ectodermalen Ursprung des Proctodäums; die ihm anliegende undifferenzierte Mesodermmasse *m* entwickelt sich größtenteils zur Muscularis. Um diese Zeit läßt sich auch schon das Auftreten der MALPIGHIschen Gefäße nachweisen, die als Ausstülpungen an der dem Dotter zunächst liegenden Stelle des Proctodäums entstehen. Sie wachsen sehr schnell in die Länge und sind später auf Schritt und Tritt in der Nähe der Genitalanlage

anzutreffen. Als nächstes ectodermales Organ erscheint das Tracheensystem. Das Ectoderm stülpt sich zu beiden Seiten der Neuralwülste ein und wächst unter den Cölomsäcken her schlauchförmig ins Innere. Die Fig. 11 zeigt eine solche Tracheenanlage. Das Stigma ist leider nicht mit angeschnitten, doch liegt es — wie einige spätere Schnitte derselben Serie lehren — an der mit *st* bezeichneten Einbuchtung. In jedem Segment beginnt die Anlage des Tracheensystems mit der Bildung des Stigmas. Die Tracheenverzweigungen machen sich erst in späterer Zeit geltend und weisen mitunter eine große Ähnlichkeit mit den MALPIGHIschen Gefäßen auf. Nach der Tracheenbildung erfolgt als weitere Ablösung vom Ectoderm die Bildung der Önocyten, deren Kerne in der Jugend den Kernen der Genitalzellen infolge der ähnlichen Verteilung des Chromatins am meisten gleichen. Alle diese soeben besprochenen ectodermalen Organe treten uns auch auf den Schnitten vor Augen, an denen ich den Entwicklungsverlauf des Genitalorgans schildern will, weshalb ich kurz auf ihre Herkunft eingegangen bin.

Wenn man nun aber den Entwicklungsverlauf des *Tenebrio*-Eies im ganzen betrachtet, so tritt vom dritten bis vierten Entwicklungstage an das Bestreben des Embryo in den Vordergrund, wieder in die ursprüngliche ventrale Lage zurückzukehren. Es spielt sich daher der Prozeß der Involution ab, der bei *Tenebrio* — ebenso wie bei *Hydrophilus* u. a. — in sehr vereinfachter Weise von statten geht. Das Hinterende des Keimstreifs rollt sich dabei in genau derselben Weise auf die Ventralseite des Eies zurück, wie es sich ursprünglich auf die Dorsalseite umgeschlagen hatte. Der ganze Keimstreif wird hierdurch wieder superficiell und das Kopfende ganz an den vorderen Eipol vorgeschoben. Dieser von hinten wirkende Druck verursacht einerseits eine starke Kontraktion des Keimstreifs, anderseits wird dessen laterale Erhebung über die Dottermasse eingeleitet. Diese Kontraktion hat zur Folge, daß bei der Eiaufsicht die oben erwähnten hyalinen Stellen sich zeigen, die eventuell als Luftkammern aufzufassen sind. Wie man am besten an Querschnitten verfolgen kann (vgl. die Fig. 10—13, 16) wachsen die Seitenplatten des Keimstreifs an der Peripherie des Dotters hinauf einander entgegen. Infolgedessen wird die Amnionhöhle immer mehr in die Quere gezerrt; das Amnion, welches bereits vorher auf der Ventralseite sich der Serosa fest angelegt hatte und mit ihr schließlich verwachsen war, kann der Spannung nicht länger widerstehen und zerreißt in der ventralen Medianlinie. Die Amnionhöhle eröffnet sich

hierdurch, und Amnion und Serosa bilden, wie ehedem, eine ineinander übergehende Zellschicht. Die durch den Riß entstandenen Amnionfalten glätten sich schnell aus, indem die Serosa dorsalwärts — man möchte sagen — zusammenschnurrt. Der plattenepitheliale Charakter der Serosa geht hierdurch verloren, und es kommt zur Bildung eines hohen Cylinderpithels, der sog. »Rückenplatte«. Demnach haben wir auch bei *Tenebrio* eine »Involution unter Ausbildung eines kontinuierlichen, dorsalen Amnion-Serosasacks«, welchen Typus Korschelt und Heider als gültig für die Libelluliden, Rhynchoten und einen Teil der Coleopteren (z. B. *Hydrophilus*, *Melolontha*) bezeichnen. Durch Einwölbung der Rückenplatte in den Dotter kommt ein »Rückenrohr« zustande, dessen dorsaler Verschluß von hinten nach vorn fortschreitet. Es besitzt bei *Tenebrio* die Ausdehnung von etwa einem Drittel der ganzen Eilänge und kommt in



Textfig. 3.

Medianschnitt durch einen 7 Tage alten Embryo. Halbschem. Vergr. 80 fach.

die Medianregion der Rückenseite zu liegen. Die Textfig. 3 veranschaulicht die Dimensionen des Rückenrohrs, das sich bereits bis auf ein kurzes Stück am Vorderende vom Amnion völlig abgeschnürt hat. Die Wandung des Rückenrohrs schließt ein anfangs noch geräumiges Lumen ein und hat den Charakter eines sehr hohen Cylinderepithels. Bald aber verschwindet der Hohlraum, womit eine völlige Degeneration der Epithelzellen verbunden ist, die sich zu Paracyten umwandeln und einer gänzlichen Auflösung im Dotter unterliegen. Der Rückenverschluß wird nach Abschnürung des Rückenrohrs auf kurze Zeit vom Amnion übernommen, bis die lateral am Dotter emporwachsenden Keimstreifflügel in der Medianlinie des Rückens verschmelzen und somit den Einschluß der Dottermasse bewirken.

Mit dem definitiven Rückenverschluß gelangt auch das Herz zur Ausbildung, als letztes der larvalen Organe. Dieser Zustand wird zwischen dem 7. und 8. Entwicklungstage erreicht. Der Embryo ist von seinen Embryonalhüllen befreit, er liegt nur noch innerhalb der Eihüllen, und seinem Ausschlüpfen als junge Larve steht nichts mehr im Wege.

Was nun die Genitalanlage betrifft, so haben wir sie zuletzt auf einem Sagittalschnitt wahrgenommen, an der Grenze vom sechsten zum siebenten Abdominalsegment. An dieser Stelle verweilen die Keimzellen noch längere Zeit hindurch. Wenn ich schon gelegentlich der Betrachtung von Fig. 8 sagte, daß der Genitalanlage das Bestreben innewohne, in das siebente abdominale Cölomsäckchen einzudringen, so wird dies durch die nächstfolgenden Stadien, die ich in den Fig. 9—11 wiedergebe, deutlich illustriert. Der Querschnitt 9 zeigt zunächst ein kräftiges Ectoderm, das nach den Seiten hin umbiegend in das Amnion übergeht, in der medianen Partie dagegen einen Doppelwulst *pw*, aus dem später das Bauchmark entsteht. Diese medianen Verdickungen des Ectoderms wurden in der früheren Literatur als Primitivwülste bezeichnet. Auf der Außenseite des Ectoderms befindet sich die Amnionhöhle, seiner Innenseite lagern sich dicht die mesodermalen Bildungen an, und zwar sehen wir in der Medianlinie ein noch undifferenziertes, mesenchymartiges Gewebe *ms*, von dem sich scharf die Ursegmente gesondert haben, die auf die lateralen Partien des Keimstreifs beschränkt sind. Der Schnitt 9 ist nicht genau transversal, sondern ein wenig schräg geführt; infolgedessen sind die Cölomsäcke in verschiedener Ausdehnung getroffen und das linke Genitalsäckchen nicht angeschnitten. Das rechte Ursegment ist für uns nun von besonderem Interesse, da an seiner der Medianlinie zugekehrten Wandung eine deutliche Einbuchtung vorhanden ist, in die sich als eine scharf umschriebene, kompakte Zellgruppe die Genitalanlage hineindrängt. Sie hat das typische Aussehen: ein blaß gefärbtes Plasma und relativ wenig Kerne mit randständigem, fein punktiertem Chromatin. Das Zellenmaterial, das die ganze Genitalanlage zusammensetzt, erscheint durchaus gleichartig.

Im nächstfolgenden Stadium Fig. 10 ist das Aussehen des Keimstreifs im wesentlichen das gleiche, doch hebt sich die Mitte deutlicher gegen die Seiten ab. Die Involution und das damit verbundene Superficiellwerden des Keimstreifs sind weiter fortgeschritten. Der Querschnitt 10 lehrt uns vor allem, daß nunmehr die mediane

Cölomwandung dem Druck der Genitalanlage nicht mehr standhalten kann und infolgedessen gesprengt wird. Die Keimanlage tritt daher, indem sich die Reste der durchbrochenen Wand in das Cölom umbiegen und der dorsalen Cölomwand andrängen, mit dem Cölom in Verbindung.

Mit diesen Entwicklungsvorgängen gehen auch die andrer Organe Hand in Hand. Der Schnitt 11, der ebenfalls transversal — ein wenig schräg — durch das siebente Abdominalsegment geführt ist, zeigt so schon ein vom Ectoderm völlig gesondertes Ganglienpaar. Die lateralen Ectodermpartien haben sich an der am weitesten in die Amnionhöhle vorspringenden Stelle eingestülpt zur Bildung des Tracheensystems. Das Stigma sowohl wie die junge Trachee sind auf Fig. 11 tangential angeschnitten, so daß ihr Lumen nicht sichtbar ist. Die Genitalanlage, die namentlich auf der rechten Seite deutlich erkennbar ist, ist gänzlich in das Ursegment einbezogen worden. Zu dieser Zeit ist auch von HEIDER bei *Hydrophilus* die Geschlechtsanlage bemerkt worden. Ihr Eintritt in die Cölomwandung scheint sich bei allen Insekten zu vollziehen. Dieser Prozeß muß also von grundlegender Wichtigkeit sein, und in der Tat handelt es sich dabei um nichts Geringeres, als daß sich die Genitalanlage ihre epitheliale Umkleidung, ihren Suspensorial- sowie Ausleitapparat erwirbt.

Während die Keimanlage nach der einen Seite hin mit dem Cölom in direkter Verbindung steht, wird sie sonst überall vom Mesoderm umschlossen und dadurch von andern, inzwischen entstandenen Hohlräumen getrennt. Diese Hohlräume, deren Auftreten schon in den Fig. 9 und 10 angedeutet wird, könnte man als ein »Schizocöl« bezeichnen, denn sie entstehen dadurch, daß sich Lücken zwischen den einzelnen Gewebekomplexen bilden und sich überhaupt im allgemeinen der Keimstreif mehr vom Dotter abhebt und selbständiger macht. Diese Schizocölräume treten später in Verbindung mit dem echten Cölom, und geben somit Veranlassung zur Bildung der definitiven Leibeshöhle, wie das die Fig. 12 und 13 veranschaulichen. In den lateralen Keimstreifpartien beginnt nun ein energisches Wachstum, welches dahin führt, daß sich die Keimstreifseiten über den Dotter erheben. Die Dottermasse aber, an den Seiten überwachsen und zurückgedrängt, sucht sich um so mehr nach der Medianebene hin auszudehnen, und bildet gegen die Ganglienkette hin einen vorspringenden Zapfen, wird aber dort von dem zur Sonderung gelangten visceralen Mesodermblatt *vb* (Fig. 11—13) fest umspannt. Dieses viscerale Blatt, das in der Medianlinie von dem dort

angehäuften Mesenchym (Fig. 9), an den Seiten aber auf Kosten der Cölomwandung gebildet wird, übernimmt die Trennung des Dotters vom Keimstreif so lange, bis die Umwachsung des Dotters durch das Mitteldarmepithel erfolgt ist.

Der Frage nach der **Entstehung des Mitteldarmes** bin ich in eingehender Weise nicht näher getreten. Auf Grund meiner Beobachtungen an *Tenebrio* neige ich zu der neuerdings von HEYMONS vertretenen Anschauung. Von der Sonderung eines Entoderms, wie es HEIDER beschreibt, habe ich nichts bemerken können, dagegen konnte ich mich an verschiedenen Präparaten überzeugen, daß vom Proctodäum (ebenso wie vom Stomatodäum) aus ein Epithel um den Dotter herumwächst und sich zwischen Dotter und viscerales Blatt hineinerstreckt. Die Ausdehnung des Mitteldarmepithels über den Dotter erfolgt zuerst auf der Ventralseite und zwar, wie es HEIDER für *Hydrophilus* nachgewiesen, in Gestalt zweier, mit den Enden einander entgegenwachsender, hufeisenförmiger Anlagen; wenigstens deute ich so die in meiner Fig. 11 sichtbaren, dorsal von den Ursegmenten gelegenen Verdickungen *mde* als die zwei Hufeisenarme der Mitteldarmanlage. Das nächste Stadium Fig. 12 demonstriert dann tatsächlich, daß diese Verdickungen verschwunden sind, daß dagegen schon fast bis zum Bauchmark hinunter ein doppelschichtiges Epithel den Dotter umgrenzt, wovon ich die innere, durch Verflachung der ehemaligen Verdickung entstandene Zellschicht als das Mitteldarmepithel, die äußere dagegen als das viscerale Blatt ansehe.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Betrachtung der Genitalanlage zurück, so erweist Fig. 12, daß ihre Umfassung seitens des Mesoderms eine noch intensivere geworden ist. Ringsum sind die Keimzellen von einem zarten, mesodermalen Epithel umgeben, und nach der Dorsalseite hin hängen sie mit dem visceralen Blatte durch eine Zellschicht zusammen, deren Kerne ebenfalls mesodermalen Charakter tragen, und die nichts weiter ist als ein Teil der dorsolateralen Cölomwand, die in Fig. 11 direkt unter der Mitteldarmanlage lag. Die Genitalzellen befinden sich also genau an derselben Stelle, an der sie HEYMONS (1) bei *Phyllodromia* in den Fig. 7 und 8 seiner Abhandlung gezeichnet hat.

Die Ursegmente erleiden nämlich weitgehende Veränderungen. Das Cölom ist auf einen kleinen Raum beschränkt und kommuniziert später (Fig. 13) mit dem Schizocöl. Die dorsale[1] Cölomwand wird

[1] Wenn ich hier und im folgenden von einem **ventralen**, **lateralen** und **dorsalen** Teil des Cölomsäckchens spreche, so möchte ich diese Bezeich-



verbraucht teils zur Unterstützung des visceralen Blattes, teils zur Bildung der eben erwähnten Zellenreihe, mittels deren die Genitalanlage mit dem splanchnischen Blatte in Verbindung steht. Ich will sie, dem Vorgange HEYMONS folgend, »Endfadenplatte« nennen, da sie sich später zum Suspensorialapparat entwickelt.

An der äußersten dorsalen Ecke des Cöloms, dort wo die dorsale Cölomwand mit der somatischen zusammenstößt, liegen einige Zellen von besonderem Charakter, der merklich erst in Fig. 13 zutage tritt. Sie führen später zur Bildung des Herzens und wären demnach als »Cardioblasten« anzusprechen. Die somatische (äußere laterale) Wandung des Ursegments löst sich in einzelne Zellgruppen auf, die sich später zur Körpermuskulatur (Fig. 13 *msk*) modifizieren, während die das Cölom begrenzende innerste Zellreihe (*ps*) der lateralen Cölomwandung sich zum Pericardialseptum ausbildet; endlich entsteht aus dem ventralen Ursegmentabschnitt der sogenannte Fettkörper, der sich rasch vermehrt und später alle Organe umschließt. Demnach finden wir von jetzt an bis ins imaginale Stadium auch immer die Genitalanlage im Fettkörper eingebettet. In Fig. 12 sind schließlich noch MALPIGHIsche Gefäße angeschnitten, eines davon genau im Querschnitt und ein andres darüber im Tangentialschnitt. Die MALPIGHIschen Gefäße sind um diese Zeit schon sehr lang und immer auf den durch die Genitalanlage geführten Schnitten anzutreffen.

Höchst interessant ist die Betrachtung eines Embryos im Alter des Tieres Fig. 12 auf Sagittalschnitten. Die Fig. 14 und 15 veranschaulichen diese Verhältnisse. Wir sehen wieder den Dotter abgegrenzt durch das viscerale Blatt. Das Mitteldarmepithel ist auf beiden Schnitten sichtbar, in Fig. 15, die einen mehr lateralen Schnitt derselben Serie darstellt, ist es (entsprechend der stärkeren Mächtigkeit an den Seiten) deutlicher, auf dem mehr medialen Schnitte (Fig. 14) dagegen in etwas zarterer Lage vorhanden. Dem Ectoderm anliegend erkennt man eine dichte Mesodermschicht, deren äußere Partie später hauptsächlich zur Anlage der Körpermuskulatur verbraucht wird, während die innere Partie von etwas loserer Beschaffen-

---

nungen nur auf das Ursegment von *Tenebrio* angewendet wissen, um eine bessere Orientierung zu ermöglichen. Ich dehne dagegen diese Benennungen nicht auf das Ursegment der Insekten im allgemeinen aus, denn bekanntlich ist, wie sich aus vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ergeben hat, z. B. der ventrale Cölomabschnitt eines Orthopteren nicht demjenigen bei Coleopteren homolog; vielmehr ist ersterer bei den höheren Insekten in Wegfall gekommen, und durch ein Mesenchym ersetzt worden.

heit ist und seinen Übergang in Fettkörper schon zu erkennen gibt. Diese Muskel- und Fettanlagen sind auch in Fig. 12 deutlich sichtbar, wenn man vom Ectoderm aus nach der Genitalanlage hin fortschreitet. In der besprochenen Mesodermmasse der Fig. 14 liegt in jedem Segment eine Trachee, die auf dem lateraleren Sagittalschnitt 15 durch das Stigma nach außen führt. Zwischen diesem Mesodermgewebe und dem visceralen Blatte dehnt sich, da der Schnitt 14 ziemlich median ist, das Schizocöl aus, und in diesem liegt, scheinbar außer Zusammenhang mit dem übrigen Gewebe die Genitalanlage, deren Urkeimzellen wieder das typische Aussehen haben. Die Keimanlage hat sich noch ein wenig verlängert und nach den beiden Seiten hin spindelförmig zugespitzt; sie erreicht wohl zu dieser Zeit das Maximum ihrer Längenausdehnung. Besondere Beachtung verdient die Erscheinung, daß vor und hinter der Genitalanlage in der Richtung ihres größten Längendurchmessers je ein kompakter Gewebstrang liegt, der mit ihr in innigem Zusammenhang steht, und in dem man unschwer, besonders bei einem Vergleich mit Fig. 15, Teile des ventralen Cölomepithels konstatiert. Die am vorderen Ende aufsitzende Zellenreihe nimmt an der Befestigung der Keimdrüse teil, der sich hinten ansetzende Strang entwickelt sich zum Ausführungsgang des Genitalorgans. Beide Bildungen treten also schon zu einer relativ frühen Zeit auf.

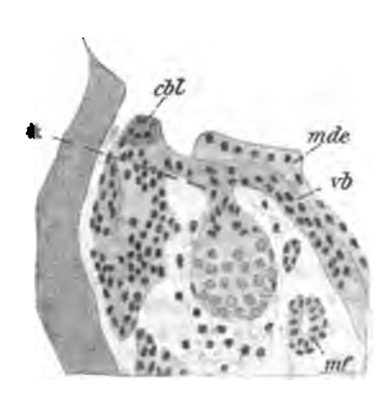
Wie schon aus dem Titel meiner Arbeit hervorgeht, habe ich im speziellen nur die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen untersucht, beabsichtigte aber keineswegs, der Entstehung der accessorischen Elemente des Geschlechtsapparates näher zu treten. Doch sehe ich mich veranlaßt, Bemerkungen bezüglich des Suspensorialapparates und Ausführungsganges einzuflechten, sobald die in dieser Richtung angestellten Beobachtungen von größerem Interesse sind. Die mesodermale Entstehung von Aufhänge- und Ausleitapparat steht außer jeglichem Zweifel. Schon allein die dunklere, mit dem umliegenden Mesoderm übereinstimmende Färbung dieser Stränge deutet auf ihre mesodermale, also andre Herkunft hin. Mit absoluter Klarheit aber erhellt ihre mesodermale Natur aus der Fig. 15, die den auf Fig. 14 in lateraler Richtung zweitfolgenden Schnitt wiedergibt. Der Schnitt führt, entsprechend seiner lateralen Lage nicht mehr durch das Schizocöl, sondern durch das echte Cölom, welches an der Ventralseite dank dem Hinaufwachsen des Keimstreifs über den Dotter vom Ectoderm abgerückt erscheint. In der hierdurch gebildeten Lücke liegen jetzt — wie es auch Fig. 12 zeigt — Fettgewebe und Muskel-

anlage, die aus dem ehemalig somatisch-ventralen Abschnitte des Ursegmentes (vgl. Fig. 9) hervorgegangen sind. Entsprechend den segmentalen Einschnürungen des Ectoderms zeigen sich an den nunmehr reduzierten Cölomsäcken die Ursegmentgrenzen, in Fig. 15 besonders deutlich zwischen dem fünften und sechsten Abdominalsegment. Die Genitalanlage aber befindet sich genau in der Grenzwand des sechsten und siebenten Abdominal-Ursegments, eine Lage, die also seit dem Stadium Fig. 7 erhalten geblieben ist. Diese Grenzwand ist in Fig. 15 durch ein Sternchen gekennzeichnet und deshalb weniger deutlich hervortretend als an den andern Segmentgrenzen, weil an dieser Stelle die Cölomwandung, vermöge deren die Keimanlage mit dem visceralen Blatte in Verbindung steht, in tangentialem Schnitt getroffen wurde. Mit andern Worten also: wir haben die Endfadenplatte *epl*, die auf Fig. 12 im Querschnitte erscheint, in diesem Falle im Flächenschnitte vor uns. Diese Schnittrichtung erweist sich für das Verständnis der weiteren Entwicklungsvorgänge des Suspensorialapparates äußerst wertvoll. Der mesodermale Charakter der Endfadenplatte springt auch auf Fig. 15 durch die Beschaffenheit der einzelnen Zellkerne sofort in die Augen. Bei genauem Zusehen bemerkt man, daß die einzelnen Kerne der Endfadenplatte nicht mehr eine regellose Lagerung einnehmen, sondern sich derart in Reihen zu ordnen beginnen, daß sich die Zellkerne mit ihrer Breitseite aneinander legen und geldrollenartig hintereinander schalten. Diese Reihen, die vorläufig noch kurz sind, aber infolge lebhafter Zellvermehrung bald an Länge zunehmen, verlaufen in dorso-ventraler Richtung und stehen somit senkrecht auf dem Längsdurchmesser der Genitalanlage. Diese Zellanordnung erinnert lebhaft an die Figuren, die HEYMONS in seiner *Phyllodromia*-Arbeit (1) gibt zur Demonstration der Endfadenentwicklung. In der Tat handelt es sich auch hier um genau denselben Vorgang, denn die einzelnen Zellreihen entsprechen den späteren Endfäden.

Während des eben betrachteten Stadiums ist also die Genitalanlage sehr innig mit dem visceralen Blatte verknüpft, eine Befestigung, die sich über die ganze Länge der Keimanlage hin erstreckt und durch die als Endfadenplatte bezeichnete, dorso-mediale Wandung des reduzierten Cöloms repräsentiert wird. Eine derart weitgehende Anheftung erscheint für die an sich doch gewiß nicht allzu voluminöse Genitalanlage auf den ersten Blick merkwürdig, denn selbst bis zum Schlusse der embryonalen Entwicklungsperiode erfährt sie keine wesentliche Volumvergrößerung. Die Bedeutung der starken

Befestigung der Genitalanlage ergibt sich aber sofort aus den weiteren Vorgängen.

Die Weiterentwicklung des Embryos macht sich nämlich in der Weise geltend, daß die freien Ränder des Keimstreifs dorsalwärts immer mehr über die Dottermasse hinaufwachsen, um ihn schließlich vollkommen einzuhüllen und in der Medianebene der Dorsalseite des Eies zu verschmelzen. In dem Maße nun, wie sich das viscerale Blatt am Dotter emporschiebt, ist auch die mit ihr durch die Endfadenplatte innig verbundene Genitalanlage gezwungen, der Bewegungsrichtung zu folgen. In erster Linie wird hierdurch der letzte Überrest des Cöloms, wie wir ihn in Fig. 12 sahen, zerstört. Die Genitalanlage hebt sich, umgeben von einem Teile des Fettkörpers, von den Hautmuskelanlagen los; das Cölom wird dadurch geöffnet und verschmilzt mit dem Schizocöl zur definitiven Leibeshöhle. Den Beginn dieses Prozesses kann man auf Textfig. 4 deutlich wahrnehmen. Die Genitalanlage hängt dann in der Leibeshöhle. Die erste Funktion der Endfadenplatte besteht also in dem Transport der Keimanlage nach der Dorsalseite des Embryos. Da dieser Fortbewegung natürlich seitens der Genitalanlage — namentlich anfangs, solange das Fettkörpergewebe, das sie noch auf Fig. 12 mit der Muskelanlage verbindet, noch nicht gesprengt ist — ein gewisser Widerstand entgegengesetzt wird, so erfährt die Endfadenplatte eine starke Dehnung. Diese erstreckt sich aber nicht auf die ganze Endfadenplatte in gleichmäßiger Weise, sondern es wird nur die am visceralen Blatt inserierende Stelle (ich habe sie in Textfig. 4 mit einem Sternchen bezeichnet) zu einem immer länger und dünner werdenden Ligament ausgezogen, während die entgegengesetzte, den Keimzellen anliegende Partie der Endfadenplatte, wo die Kerne geldrollenartig beisammen lagern, an dieser Streckung nicht teilnimmt. Bei dieser Dehnung der Endfadenplatte ergeben sich aber noch andre Eigentümlichkeiten. Die bisher ziemlich parallel verlaufenden Zellreihen, welche die geldrollenartig angeordneten Kerne enthalten, beginnen mit ihren Endspitzen zu convergieren. Sodann erfährt aber



Textfig. 4.
Laterale Partie eines quergeschnittenen Keimstreifs.

die ganze Genitalanlage eine Formveränderung, indem sie sich — dem nach der Dorsalseite gerichteten Zuge folgend — stark in ihrer Längsausdehnung verkürzt zu gunsten einer stärkeren Größenzunahme in dorso-ventraler Richtung (vgl. Fig. 15 und 13). HEYMONS konnte ebenfalls eine derartige Lageveränderung und Verkürzung der Keimanlage bei *Phyllodromia* wahrnehmen.

Die Fig. 13 ist nun insofern interessant, als sie einmal die schon besprochene Auflösung des Cöloms demonstriert. Es ist vollkommen mit dem Schizocöl zur definitiven Leibeshöhle verschmolzen, die aber nicht — wie es aus der Figur erscheinen möchte — einen Hohlraum darstellt, sondern mit einem äußerst zarten, nahezu homogenen Substrat angefüllt ist, das offenbar aus der Dottermasse herüberfiltriert. Diese Substanz wird zur Fettkörperbildung verbraucht, nachdem von ihr die Mesodermzellen Besitz ergriffen haben.

Die Genitalanlage finden wir nun frei in der Leibeshöhle schwebend, umgeben von einem Fettkörperkomplex und mittels des ziemlich dünnen, lang ausgezogenen Aufhängebandes *ab* (= distaler Teil der früheren Endfadenplatte) in der Nähe der Cardioblasten befestigt. Der den Keimzellen benachbarte Teil der ehemaligen Endfadenplatte hat sich nunmehr ganz in die geldrollenartigen Reihen modifiziert, die mit ihren distalen Enden gegeneinander convergieren und mit ihrem basalen Ende sich der Keimdrüsenanlage zu einem einheitlichen Ganzen fest angefügt haben, so daß wir nun von einer Endfadenanlage sprechen können. Aber auch die eigentliche Genitaldrüse hat sich etwas verändert.

Bis zum Zeitpunkte des Entwicklungsstadiums Fig. 12 bot die Genitalanlage in ihrem Innern im großen und ganzen das gleiche Aussehen dar. Veränderungen gingen nur äußerlich vor sich, indem sie zum Cölom in Beziehung trat und damit ihre Lage zu den andern Organen etwas zu ändern gezwungen war. Das Innere der Keimanlage sahen wir erfüllt von einer mehr oder weniger großen Anzahl Kerne mit randständigem, punktförmig verteiltem Chromatin, wodurch die Keimzellen das bereits beschriebene typische Aussehen gewannen und jederzeit leicht von andern Zellelementen unterschieden werden konnten, und wir hatten es in dem Inhalte der bisher betrachteten Genitalanlage mit Urgenitalzellen zu tun. Auf dem Stadium Fig. 12 sahen wir dann, wie sich diese Urgenitalzellen mit einer mesodermatischen, der Cölomwandung entstammenden, epithelialen Umkleidung versahen, so daß sich von diesem Zeitpunkte an in der Peripherie und im Innern der Keimanlage auch diese meso-

dermatischen Zellen vorfinden, die mit den Zellen der Endfadenanlage die größte Ähnlichkeit besitzen, eben weil sie beide aus der Cölomwand ihre Entstehung nahmen. In Textfigur 4 sowie den Tafelfiguren 13, 16 und 17 kann man hin und wieder hauptsächlich in der Peripherie solche Zellen erkennen. Vorläufig sind sie noch in geringer Zahl vorhanden und spielen erst später bei der Bildung und Isolierung der einzelnen Eiröhren bzw. Hodenfollikel eine größere Rolle. Es scheint mir, daß es diese Epithelzellen im Verein mit den Zellen der Endfadenanlage sind, die durch cuticulare Ausscheidung die ganze Genitalanlage mit einem sehr zarten, strukturlosen Häutchen umgeben, die als eine embryonale Tunica propria aufzufassen wäre. Das erste Mal läßt sich diese Membran auf Textfig. 4 konstatieren.

Bevor ich mit der Besprechung der Verhältnisse in Fig. 13 absolviere, muß ich noch eine kleine Zellgruppe am zugespitzten Ende der Keimanlage erwähnen, die gegen den Fettkörper hin, in dem sie eingebettet liegt, deutlich abgegrenzt ist. Zweifellos sind diese Zellen mesodermaler Natur und meines Erachtens ein Derivat der Endfadenplatte. Sie repräsentieren nämlich die Ansatzstelle, wo das Aufhängeband mit den einzelnen Endfäden in Verbindung tritt. Diese in Frage stehende Zellgruppe, die also ein Teil des Suspensorialapparates ist, möchte ich als »Ansatzzellen« (*az*) bezeichnen; sie finden sich auch später auf Fig. 16 wieder, wenn auch in weniger deutlicher Form.

Die Embryonalentwicklung von *Tenebrio* nähert sich damit ihrem Ende, daß die Keimstreifflanken ganz über den Dotter hinwegwachsen. Es kommt hierbei zu dem schon oben beschriebenen Riß der Embryonalhüllen, zur Umbildung der Serosa zum Rückenrohr und schließlich zur Vereinigung der Keimstreifflanken in der medianen Rückenlinie, wodurch das Herz entsteht und das Rückenrohr unter das Mitteldarmepithel versenkt wird, um daselbst einer raschen Auflösung zu unterliegen. Der Mitteldarm umgibt völlig den Dotter, dessen Schollen sich bis auf eine geringe Anzahl, die sich um vereinzelte, stark degenerierende Dotterzellen formiert, in ein gleichförmiges, assimiliertes Nährsubstrat umgewandelt haben, das selbst noch dem jungen, ausgeschlüpften Mehlwurm als Nahrung dient. Die Fig. 16 und 17 veranschaulichen dies Stadium.

Auf dem Querschnitt 16 erkennt man deutlich das durch Vereinigung der beiderseitigen Cardioblasten (Fig. 13 und Textfig. 4) entstandene Herzrohr *h*, darunter das den Dotter umgrenzende Mittel-

darmepithel. Dem Ectoderm entlang liegt die bereits in mehrere Felder geteilte Muskulatur, und in halber Höhe des Querschnittes der Enddarm. Zwischen Enddarm und Muskulatur befinden sich noch die Oenocyten, die segmental wiederkehren und bezüglich der Kernstruktur mit den Keimzellen große Ähnlichkeit besitzen. Der Enddarm entwickelt hier die bekannte Schlinge, die auch in der Larvenperiode, ja selbst bis zum Imagostadium erhalten bleibt. Sie liegt auf der linken Körperseite des Tieres, ist aber auf Fig. 16 rechtsseitig abgebildet, da dieser Embryo von vorn nach hinten durchschnitten wurde. Im gleichen Entwicklungsstadium befindet sich auch der Embryo der Fig. 17, weshalb ich von ihm nur allein die Genitalregion wiedergebe.

Die linksseitige Genitalanlage (Fig. 16) ist nach Entstehung der Enddarmschlinge immer in deren unmittelbarster Nähe gelegen. Die Keimanlage ist jetzt wiederum etwas fortgeschrittener. Das Aufhängeband (*ab*) ist von großer Zartheit, ein Verhalten, das nichts Besonderes hat, wenn man bedenkt, daß es seine Aufgabe mit dem Transport der Genitalanlage quasi erfüllt hat. Diese Befestigung ist auch völlig ausreichend, denn die wenig voluminöse Genitalanlage liegt so fest in dem Fettkörper verpackt und zwischen Darm und Körpermuskulatur so eingekeilt, daß schon allein dadurch ihre normale Lage gewahrt bleiben und deshalb vorläufig keine stärkere Anheftung vonnöten sein dürfte. Die zu dieser Zeit vorhandene, große Feinheit des Aufhängebandes ließ mich anfänglich der Meinung werden, daß eine Unterbrechung der Anheftung vor sich gehe, nachdem die Genitalanlage an ihren definitiven Platz befördert ist, etwa in ähnlicher Weise, wie es Heymons (1) bei *Phyllodromia* festgestellt hat. Doch erwies sich diese Auffassung für *Tenebrio* als unzutreffend, da ich späterhin immer die Kontinuität des Suspensorialapparates mit aller Deutlichkeit wahrnehmen konnte.

Was die Keimdrüse selbst anbetrifft, so erkennen wir wieder die typischen Urgenitalzellen und in ihrer Begleitung vereinzelte, meist randständige epitheliale Zellen. In der Endfadenanlage ist die Reihenanordnung viel ausgedehnter geworden. Auf der Figur sind vier solcher Reihen der ganzen Länge nach und eine fünfte im Anschnitte getroffen. Zwischen den Reihen sind aber nunmehr Trennungsmembranen sichtbar, die fast bis zum Grunde der Reihen hinunterreichen, und deren Entstehung ich auch in diesem Falle auf eine cuticulare Ausscheidung seitens der ovalen Endfadenzellen zurückführe. An der Spitze der Zellreihen, wo die neu entstandenen

Trennungslinien mit der Tunica propria zusammenstoßen, kerbt sich diese ein, so daß damit eine Isolierung der einzelnen Reihen oder »Endfäden« — wie ich sie nunmehr nennen kann — eingeleitet wird. Schließlich seien noch die drei dunklen Zellen erwähnt, die vor der Spitze der Zellreihen gelegen sind; sie gehören zu den Ansatzzellen und übernehmen die Vermittlung jedes einzelnen Endfadens mit dem Aufhängeband. Dieses führt aber nicht mehr selbständig zum Herzrohr, sondern heftet sich am Pericardialseptum an, das durch das Emporwachsen des Keimstreifs über den Dotter in angrenzende Lage zum Aufhängeband gebracht wurde.

An den bisher geldrollenartig hintereinander geschalteten, ovalen Endfadenkernen, treten nun innerhalb jedes einzelnen Endfadens Lageveränderungen ein, wobei auch die Geschlechtsdifferenzierung zum Ausdruck kommt. Diese Verhältnisse lassen sich weit deutlicher bei der Testikelbildung wahrnehmen. Die Geschlechtsdifferenzierung tritt am Ende der embryonalen Periode auf und zwar in einem Stadium, das etwa dem in Fig. 13 wiedergegebenen entspricht; doch neigt dieses schon mehr zur Ovarialanlage. Die Ähnlichkeit zwischen Hoden- und Ovarialanlage ist in der ersten Zeit eine so große, daß sich die Unterscheidung nur auf Grund der Endfädenanzahl treffen läßt, die bei der Testikelanlage nur halb so groß ist wie beim Ovarium.

Auf Fig. 17, die eine sehr junge Hodenanlage vorstellt und etwa gleichaltrig mit der in Fig. 16 abgebildeten Ovarialanlage ist, erkennt man nun folgendes:

Die geldrollenartig geschalteten, ovalen Endfadenzellen nehmen eine sichelförmige Gestalt an, rücken aus den Längsreihen heraus und dehnen sich, ihre konkaven Seiten einander zukehrend, ringförmig aus. Durch weiteres ringförmiges Auseinanderweichen wölben sie dann die Tunica propria nach außen vor, und durch gleichzeitig erfolgende Einkerbung der Tunica propria entstehen dann die sechs kleinen auf Fig. 17 sichtbaren Divertikel, womit wir zugleich die Entstehung der sechs Hodenbläschen vor Augen haben. Die Fig. 17 stellt eigentlich eine Kombination zweier benachbarter Schnitte derselben Serie dar, insofern als auf dem einen Schnitte nur die vier dem Darmepithel zugekehrten Divertikel sichtbar sind, auf dem nächstfolgenden Schnitte dagegen die zwei andern, nach vorn gerichteten Hodenbläschen, die ich in der Figur mit eingezeichnet habe. Die sichelförmigen Zellen *sz* gruppieren sich wandständig in den Divertikeln, welche auf breiter Basis mit der Region der Urkeim-

zellen zusammenhängen, und diese wandern nun aus dem einheitlichen Raume in die Bläschen hinein, wie sich zweifellos in der larvalen Periode erweisen wird.

Diese Verhältnisse sind bei den weiblichen Embryonen schwerer zu erkennen, da die Endfadenreihen bedeutend schmäler, dafür aber in doppelter Zahl vorhanden sind. Jedoch läßt sich auch aus Fig. 16 unschwer der Beginn der eben geschilderten Vorgänge herauslesen, indem sich die am meisten terminal gelegenen Endfadenzellen sichelförmig umbilden und mit der konkaven Seite gegeneinander zu lagern trachten. Doch erst im jungen Mehlwurm spielen sich im Ovarium die weiteren Vorgänge ab. —

Hiermit hätte ich den zweiten Abschnitt meiner Untersuchungen beendigt, denn eine weitere Modifikation der Genitalanlage findet vor Ausschlüpfen der Larve, das nur noch eine Frage des Augenblicks ist, nicht mehr statt. Ich stelle daher die gewonnenen Resultate nachfolgend kurz zusammen:

1) Die junge Genitalanlage durchbricht die mediane Wandung des siebenten abdominalen Ursegments und tritt mit dem Cölom in Verbindung.

2) Durch diesen Einbruch in das Cölomgebiet erwirbt sich die Genitalanlage ihre mesodermatische Umkleidung, und zwar entsteht das Epithel aus den Partien der Cölomwandung, die der Keimdrüse direkt anliegen, der Fettkörper dagegen durch Umwandlung des Ventralabschnittes des ursprünglichen Cölomsäckchens. Das Fettgewebe schiebt sich dann von unten her um die Genitalanlage herum. Ferner bildet sich aus der medio-dorsalen Wand des reduzierten Cölomsäckchens die Endfadenplatte, der Ausleiteapparat dagegen aus dem ventralen Epithel des reduzierten Cöloms.

3) Die Hauptrolle bei der Weiterentwicklung spielt zunächst die Endfadenplatte, denn sie vermittelt die Befestigung der Keimanlage am visceralen Blatte. Bei dem Hinaufwachsen des Keimstreifs über den Dotter hebt die Endfadenplatte die Genitalanlage mit in die Höhe. Dabei zieht sich nur der dem visceralen Blatte benachbarte Teil der Endfadenplatte zu dem Aufhängebande aus, während sich der der Keimanlage zugekehrte Abschnitt in die Endfäden umwandelt.

4) Die Befestigung der Genitalanlage persistiert durch alle Entwicklungsstadien hindurch; gegen Ende der embryonalen Periode verschmilzt das Aufhängeband mit dem Pericardialseptum.

5) Kurz vor Schluß der embryonalen Periode findet die Geschlechtsdifferenzierung statt.

6) Die geldrollenartig hintereinander geschalteten Endfadenzellen bilden durch ringförmiges Auseinanderweichen an der Keimanlage Divertikel, in welche die Urkeimzellen eintreten.

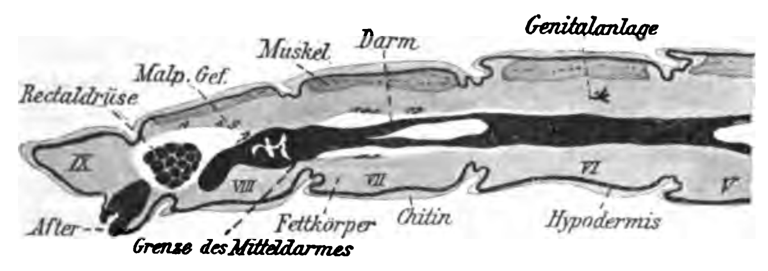
7) Beim Hoden bilden sich sechs Divertikel, am Ovar zwölf in Übereinstimmung mit der in der Imago vorhandenen Zahl der Hodenblasen bzw. Eiröhren.

3. Die postembryonale Entwicklung der Genitalanlage.

Wie ich in der Einleitung zu dieser Arbeit erwähnte, schlüpft etwa am 9. Entwicklungstage der junge Mehlwurm aus dem Eie, und nach dem Platzen der Eihüllen macht sich an ihm sofort eine enorme Längsstreckung bemerkbar, die offenbar durch reichliche Aufnahme von Luft seitens der Tracheen bedingt wird. Die soeben geborene Larve ist etwa doppelt so lang wie das verlassene Ei. Ihr Abdomen, das für uns allein in Betracht kommt, zählt nur neun Segmente; mithin ist im Laufe der Embryonalentwicklung eine Reduktion der Segmentzahl eingetreten, denn bei beginnender Segmentierung des Embryos (Fig. 7) wurden deutlich elf Abdominalsegmente angelegt.

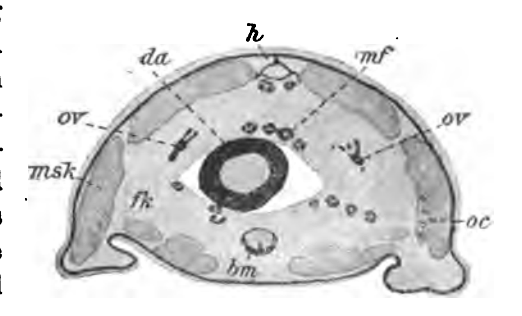
Schauen wir uns nun nach der Genitalanlage um, so finden wir sie bei jungen Mehlwürmern in der Mitte des sechsten Abdominalsegmentes in dorso-lateraler Richtung vom Darmkanal aus und zu beiden Seiten desselben. Die Genitalanlage ist also im Abdomen etwas weiter nach vorn gerückt, welcher Prozeß sich allerdings bereits während der Embryonalentwicklung abgespielt hat, worauf ich bei Betrachtung der Fig. 16 und 17 besonders hinzuweisen verabsäumt habe. Es tritt nämlich bei der Wanderung der Genitaldrüsen von der ventralen nach der dorsalen Seite diese Verschiebung nach vorn auf. Die Textfig. 5 stellt einen halbschematischen Sagittalschnitt durch eine junge Larve dar. Der Darmkanal ist tangential getroffen, nur an wenigen Stellen ist infolge der Darmwindungen auch das Lumen berührt. Über der Darmwand des sechsten Abdominalsegmentes liegt nun die Genitalanlage, die gegenüber den andern Organen von auffallend geringer Größe erscheint. Man kann sich des Eindruckes nicht erwehren, als seien die Keimdrüsen plötzlich zusammengeschrumpft, doch beruht dieser auffallende Größenkontrast einfach darauf, daß die Genitalorgane an der Ausdehnung des übrigen

Körpers durch Luftaufnahme nicht mit teilnehmen. Auch die Textfigur 6 läßt die Lagerung der Geschlechtsdrüsen deutlich erkennen. Durch Schrumpfung hat sich der Darm vom Fettkörper abgehoben, wodurch zwei große Körperlücken entstanden sind, die natürlich unter normalen Umständen fehlen.



Textfig. 5.
Sagittalschnitt durch eine junge Larve.

Auch in den ersten Lebenstagen des jungen Mehlwurms ist die Unterscheidung von Hoden und Ovarien eine schwierige. Sie ähneln sich in der ersten Zeit nach der Geschlechtsdifferenzierung so sehr, daß ihre Unterscheidung eigentlich nur auf Grund der Anzahl der ausgebildeten Divertikel festgestellt werden kann. Sind die Divertikel wenig zahlreich und voluminöser, so hat man es mit Hoden zu tun, sind sie dagegen in größerer Zahl vorhanden und schlanker gebaut, so gelangen Ovarien zur Entwicklung. Mit der zunehmenden Selbständigkeit der einzelnen Divertikel mehren sich jedoch die Unterschiede; es läßt sich dann immer auf den ersten Blick das Geschlecht bestimmen.



Textfig. 6.
Querschnitt durch eine junge Larve.

Um mir nun Wiederholungen und Weitläufigkeiten zu ersparen, werde ich zunächst die Entwicklung der weiblichen Genitalanlage schildern und im zweiten Abschnitte die Ausbildung des Hodens.

A. Die postembryonale Entwicklung des Ovariums.

Ein sehr junges larvales Ovarium ist in Fig. 18 abgebildet. Es entstammt einer $^3/_4$ mm breiten Larve und ist bei starker Vergröße-

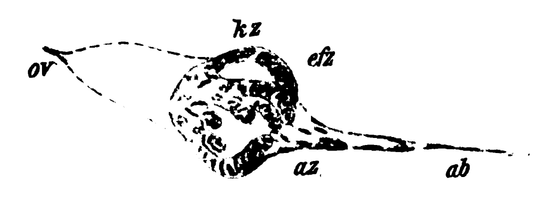
rung wiedergegeben. Da gerade die Ovarien sich sehr langsam entwickeln, ja während des ganzen Larvenstadiums sehr klein bleiben, so ist ihre makroskopische Auffindung in dem Fettkörper bei sehr jungen Mehlwürmern geradezu unmöglich, bei älteren Larven schwierig. Um die Ovarien auch in ihrer natürlichen Lagerung zu studieren, mußte ich daher die Tiere in toto schneiden. Wegen des ungeheuer renitenten Chitins war mir zumeist ein Mikrotomieren unter $7^1/_2$ μ unmöglich, was besonders in Anbetracht der geringen Ausdehnung der jüngsten Keimanlagen (Fig. 18 und 23) zu bedauern ist, sich aber durch nichts ändern ließ.

In Fig. 18 ist nun die Ovarialanlage einer frontal durchschnittenen Larve veranschaulicht. Die Genitalanlage bietet ein merkwürdiges Aussehen dar, und es ist nicht leicht, sich gleich die obwaltenden Verhältnisse zu vergegenwärtigen. Zum Verständnisse der Figur muß ich vorausschicken, daß die bereits in Fig. 16 durch fortschreitende Einkerbung der Tunica propria eingeleitete Trennung der einzelnen Endfäden nunmehr vollendet ist; sie greift sogar auf die eigentliche Keimdrüse über und führt somit zur Ausbildung der späteren Eiröhren. In Fig. 18 haben wir solche im Entstehen begriffenen larvalen Ovarialröhren schon vor uns; sie sind in der Achtzahl getroffen, und zwar vier fast der ganzen Länge nach, vier andre dagegen in schrägem Anschnitt. Überhaupt ist die Ovarialanlage schräg durchschnitten worden, was aus der Anordnung der sichelförmigen Zellen hervorgeht und auch unbedingt bei einem Frontalschnitte der Fall sein muß, wenn man sich an der Hand der Fig. 16 und Textfig. 6 die Lage der Keimdrüsen vergegenwärtigt. Ich erwähne noch, daß die Ovarialröhren beim Eintritt ihrer Isolierung vom Peritonealepithel umwachsen werden, das von dem Teile des mesodermatischen Fettgewebes geliefert wird, der die Genitalanlage allseitig umgibt. Es liegt den larvalen Ovarialröhren dicht an und ist von äußerst zarter Beschaffenheit, so daß es selbst eigentlich gar nicht sichtbar wird, sondern nur vereinzelte, fast nadelförmig dünne Kerne (*pk*, Fig. 18). Man muß also an der Fig. 18 beachten, daß man von schräg oben auf die Genitalanlage blickt, infolge dessen zuerst auf die larvalen Ovarialröhren stößt und erst weiter unten auf den noch einheitlichen Raum, von dem die Ovarialröhren vorläufig noch nicht Besitz ergriffen haben, und in dem noch das Gros der Keimzellen (*kz*) liegt. Man erkennt aber sofort, daß dieser einheitliche Raum, der in Figur 16 noch recht umfangreich war, sich mittlerweile zu gunsten der Ovarialröhren reduciert hat. Im weiteren Entwick-

lungsverlaufe geht er ganz in die Bildung der larvalen Ovarialröhren auf.

Des weiteren läßt sich im Vergleich zur Fig. 16 konstatieren, daß sich in den dortigen Zellreihen derselbe Umwandlungsprozeß der ovalen Zellen in die sichelförmigen abgespielt hat, wie er oben für die Hodenanlage beschrieben wurde. Dadurch, daß auch hier die sichelförmigen Zellen das Bestreben haben, sich ringförmig auszudehnen, werden die geldrollenartigen Zellreihen zu Divertikeln ausgeweitet, in welche die Keimzellen, die aber inzwischen ebenfalls aus der kreisrunden Gestalt in eine längliche übergegangen sind, genau so wie in die Hodendivertikel eindringen. Die Gestaltsveränderung der Keimzellen ist eine sehr vielseitige, denn es bilden sich Kerne von den abnormsten Formen heraus; im allgemeinen überwiegt jedoch die spindelförmige Gestalt. Diesen Formenwechsel kann ich mir nicht anders erklären, als daß sich die Keimzellen vermöge ihrer spindelförmigen Beschaffenheit besser in die Ovarialröhren hineinarbeiten können. Natürlich nehmen auch die epithelialen Elemente innerhalb der Keimdrüse an der Umformung mit teil. Es sei noch erwähnt, daß der Oviduct der soeben beschriebenen Anlage in Fig. 18 von links unten an die Keimdrüse herantreten würde, wie sich aus Schnitten derselben Serie ergibt. Er ist von ähnlichem Aussehen wie das auf Fig. 25 dargestellte Vas deferens der jungen Hodenanlage.

Fig. 18 konnte die Vermutung erwecken, als ob die Ovarialanlage ohne jegliche Anheftung ganz frei im Fettkörper läge. In der Tat besitzen aber die in Entstehung begriffenen Ovarialröhren



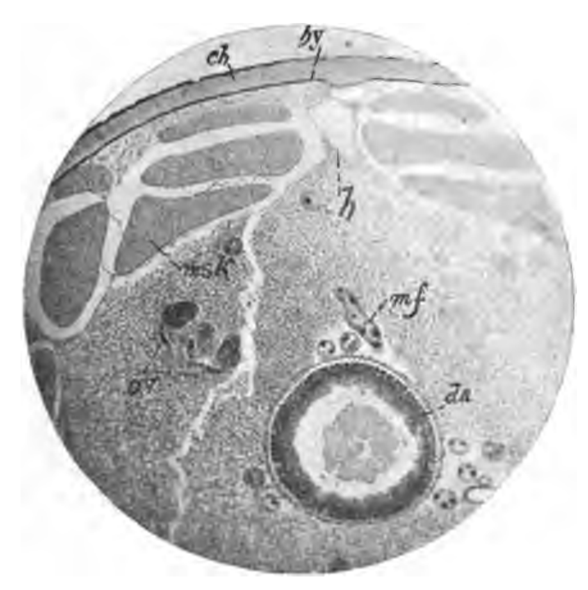
Textfig. 7.
Schräger Sagittalschnitt durch ein junges larvales Ovar.

einen Suspensorialapparat, wie der schräge Sagittalschnitt in Textfig. 7 erweisen kann. Infolge der Schnittrichtung sind nur die Endspitzen der larvalen Eiröhren getroffen, während die noch einheitliche Masse, die sich noch nicht zugunsten einer Verlängerung der Ovarialröhren durchgeschnürt hat, sowie der an sie herantretende Oviduct auf den benachbarten Schnitten zu überblicken sind. Die Ovarialröhren lassen schon in Textfig. 7, obwohl sie noch gering entwickelt sind, eine Unterscheidung des in ihnen befindlichen Zell-

materials zu, denn an der Basis liegen junge Keimzellen, am terminalen Ende dagegen die sichelförmigen Zellen des Endfadens, die aber schon das Bestreben haben, wieder in eine länglich ovale Gestalt überzugehen. Die Spitze eines jeden Endfadens ist nun deutlich mit dem Aufhängebande durch ein Ligament verbunden, das sich von den früher erwähnten Ansatzzellen herleitet, die natürlich gleichen Ursprungs sind wie die Endfadenzellen. Die Ovarialanlage Textfig. 7 ist natürlich auch von einem zarten Peritoneum umkleidet und liegt fest im Fettgewebe eingebettet.

Ich kann nun einen größeren Sprung machen und gleich die Betrachtung des Ovariums einer Larve von mittlerer Größe anschließen, da nämlich die Differenzierung der Ovarialanlage auffallend langsam vor sich geht. Die Durchschnürung der Ovarialröhren ist jetzt bis auf die Insertionsstelle des noch immer kompakten Ausleitapparates erfolgt, und es münden nun zwölf Eiröhren in den unpaaren Ausführungsgang, der sich später an dieser Stelle zum »Eierkelch« aufweitet. Die Ovarialröhren schwellen beträchtlich in der Breite an, da sich die ganze Masse des Keimzellmaterials in sie hinein ergießt, und grenzen sich durch Einschnürung scharf gegen den Ausleiteapparat ab, so daß es zur Ausbildung der einzelnen »Eiröhrenstiele« kommt, die natürlich, wie der ganze, der Keimdrüse benachbarte Teil des Ausleiteapparates mesodermaler Herkunft ist. Nach diesen Erörterungen wird sich der nächstfolgende Schnitt Fig. 19 verstehen lassen, der einer ziemlich erwachsenen, 3 mm breiten Larve entstammt. In der mikrophotographischen Textfig. 8 ist derselbe Schnitt bei schwächerer Vergrößerung wiedergegeben, um das genaue Größenverhältnis sowie die Lagerung der Ovarien deutlich zu machen. Die eine der hier sichtbaren Ovarialröhren ist in Fig. 19 bei 500facher Vergrößerung dargestellt. Vom Eiröhrenstiel ist scharf die Keimdrüse abgesetzt, die sich terminal in eine ziemlich lange Spitze auszieht; letztere fehlt auf Fig. 19, da sie infolge der Schnittrichtung weggenommen wurde. Umgeben wird die Keimanlage von einem deutlichen Peritoneum, das mit dem Fettkörper in engster Fühlung ist und dadurch noch seine Herkunft von ihm verrät. Das ganze Innere der Keimdrüse ist in einem seltsamen Zustande. Von den Keimzellen besitzt nur ein geringer Teil in der Nähe des Eiröhrenstieles rundliche Formen, weitaus die Hauptmasse hat dagegen länglich ovale, sichel-, spindel- oder auch trapezförmige Gestaltung. Teils hat sich der Keimdrüseninhalt an den Wandungen in Form eines Epithels niedergelassen, der größere Teil erscheint aber auf

dem Vormarsche gegen die Spitze der Eiröhre hin. Die Kernstruktur der Keimzellen ist eine völlig andre geworden. Große Chromatinballen haben sich im Kerne angehäuft, und man kann jetzt von Urkeimzellen nicht mehr reden, denn Teilungsvorgänge, wodurch eine enorme Zellvermehrung bedingt wird, sind an der Tagesordnung. Der Endfadenapparat ist im Verhältnis zur ganzen Eiröhre von ansehnlicher Größe. Die langen, sichelförmigen Kerne sind nahezu verschwunden, hingegen bemerkt man zahlreiche kleine Kerne. Der ganze Endfadenapparat steht zur übrigen Ovarialröhre in scharfem Kontraste durch seine bedeutend blassere Färbung,



Textfig. 8.

Photogramm vom Querschnitt einer Larve mittleren Alters.

die dadurch verursacht wird, daß viel Plasma, aber wenige und kleine Kerne in ihm liegen; es sind in ihm gar keine Keimzellen enthalten, ohne daß aber deshalb eine Scheidewand gegen die Eiröhre hin bestände. Ja, der Endfadenapparat sendet sogar einen deutlichen Zapfen in die Ovarialröhre hinein, und die Kerne des Terminalapparates sind im Gegensatz zur Kernmasse der Eiröhre in querer Schichtlage angeordnet, entsprechend der Lage der dort ursprünglich vorhanden gewesenen, sichelförmigen Kerne. Ich führe nämlich — um es kurz zu sagen — die kleinen Kerne auf die sichelförmigen zurück. Letztere bestehen nur so lange, als sie die

Terminalregion der Eiröhre ausweiten und für den Eintritt der Keimzellen geeignet machen, alsdann bilden sie sich durch Teilung in die kleinen Kerne um.

Weshalb der Endfadenapparat von so mächtiger Ausdehnung ist, weshalb er ferner weit in das Innere der Eiröhre einen Zapfen hineinerstreckt, zu dem die Keimzellen eine eigenartige Anordnung einnehmen, dafür konnte ich keine ganz einwandfreie Erklärung finden. Anfangs glaubte ich annehmen zu dürfen, daß dem Endfadenapparat auch eine alimentäre Bedeutung zukäme und daß durch den Zapfen den im Innern der Eiröhre liegenden Keimzellen Nährstoffe zugeführt würden, deren die Genitalzellen während der fortgesetzten Teilungen zweifellos bedürfen. Doch suchte ich vergeblich nach anderweitigen anatomischen Merkmalen, die imstande gewesen wären, diese Ansicht zu stützen. Sehen wir zu, ob sich nicht aus der Weiterentwicklung eine Erklärung bietet.

In Fig. 20 erblicken wir die Eiröhre einer ausgewachsenen *Tenebrio*-Larve. Das eigentliche Keimfach, oder wir können jetzt auch schon von einer »Endkammer« reden, beherbergt eine große Menge abgerundeter Zellen, die durch Teilung aus den Keimzellen hervorgegangen sind, und die ich als »Oogonien« bezeichnen möchte. Die große Masse derselben drängt den Endfadenapparat zurück. Dieser geht während des Entwicklungsverlaufes aus der anfänglich breitkurzen Form in einen langen dünnen Faden über, der innerhalb der Peritonealumkleidung emporwachsend zur Verstärkung der Anheftung dient. Aus diesem Verhalten des Endfadenapparates scheint sich auch seine ehemalige Größe zu erklären. Da er berufen ist, die Befestigung der Genitalanlage am Pericardialseptum zu übernehmen, die bisher nur mittels des dünnen Aufhängebandes aufrecht erhalten wurde, so mußte im Endfadenapparat eine bedeutende Vermehrung des Zellmaterials vor sich gehen, denn infolge der rasch und bedeutend zunehmenden Volumvergrößerung der Ovarialröhren im Larven- und Puppenkörper werden recht erhebliche Anforderungen an die Zugfestigkeit des Suspensorialapparates gestellt.

In Fig. 20 mehren sich am Endfadenapparat die Merkmale des für die Insekten-Eiröhren als typisch bekannten Endfadens; im Innern zeigt sich eine deutlich fasrige, lamellöse Struktur mit Kernen, die sich in Wechsellagerung befinden.

Die Umbildung des Endfadenapparates zum definitiven Endfaden läßt sich Schritt für Schritt verfolgen. Die Textfig. 9 läßt vier Ovarialröhren in einem frontal durchschnittenen, jungen Puppenabdomen er-

kennen. Die Endkammer ist nunmehr infolge der sich immer stärker anhäufenden Oogonienmasse lang eiförmig geworden und dick angeschwollen. Der mit Kernmaterial reich angefüllte Endfaden hat sich bereits viel dünner ausgezogen; besonders deutlich ist dies an der am weitesten links gelegenen Eiröhre der Textfigur. Da sich der Endfaden immer mehr zu gunsten seiner Längsausdehnung verschmälert, die Endkammer dagegen immer breiter aufgetrieben wird, so kann man bald auch äußerlich eine Grenze zwischen Endfaden und Endkammer wahrnehmen, indem die Tunica propria an dieser Übergangsstelle eine Kerbe bildet, die mit fortschreitender Entwick-



Textfig. 9.

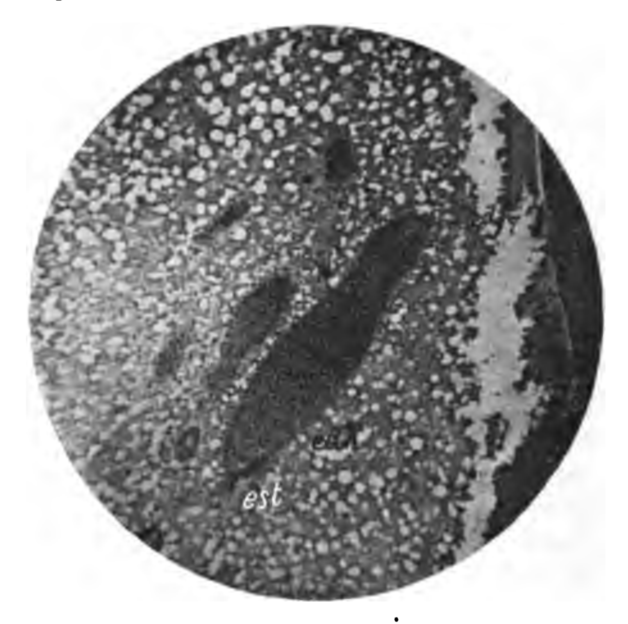
Photogramm von Eiröhren einer jungen Puppe.

lung immer tiefgreifender wird. Im Innern der Eiröhre liegt die Grenze klar vor Augen, da der Endfaden deutlich lamellös strukturiert ist, während die Endkammer die Oogonien in dichtgedrängten Massen enthält.

Auch die Endkammern beginnen nun, sich in die Länge zu strecken, wie die Textfig. 10 lehrt, welche die Ovarialröhre einer älteren Puppe veranschaulicht. Der Endfaden ist leider abgeschnitten worden, doch beweisen die angrenzenden Schnitte derselben Serie, daß er sich bereits ganz fadenförmig ausgezogen hat. Das Peritoneum

ist aber auf der Textfig. 10 zu erkennen, und ebenso beginnt sich der Eiröhrenstiel zu modifizieren. Die Bildung eines Lumens deutet schon an, daß die Entstehung der Eifollikel nicht mehr in allzu weiter Ferne liegt.

In der Fig. 21 ist die Insertionsstelle des Endfadens einer Ovarialröhre vom Alter der Textfig. 10 bei starker Vergrößerung wiedergegeben. Dieser Längsschnitt ist für mich deshalb so wichtig geworden, weil aus ihm die Bildung der Scheidewand zwischen Endfaden und Endkammer ersichtlich wird. *Tenebrio* gehört nämlich zu den Coleopteren, deren Endfäden durch einen scharfen Kontur von



Textg. 10.

Photogramm der Ovarialröhre einer älteren Puppe.

den Endkammern abgesetzt sind. Fig. 21 erläutert nun, daß der Endfaden ganz an die äußerste Spitze der Endkammer zurückgeschoben ist, und daß sich an der Einkerbungsstelle der Tunica propria d. h. also an der Grenze zwischen Endfaden und Endkammer nach innen ringförmig eine Quermembran von der Tunica ablöst. Die Scheidewand trennt den Endfaden von der Endkammer völlig, sobald sich die ringförmige Membranerhebung in der Mitte geschlossen hat. Somit geschieht die Bildung der Scheidewand ähnlich wie die der Quermembran in einer Pflanzenzelle.

Dieser Nachweis ist für mich deshalb interessant, weil durch ihn die Endfadenfrage geklärt wird. Bekanntlich hatten die einen Forscher behauptet, bei den Insekten ginge der Endfaden in die Endkammer kontinuierlich über. Andre Autoren widersprachen dem und erklärten, es bestehe eine scharfe Trennung. Doch schon KORSCHELT (1), der als erster in ausgedehntester Weise die Insektenovarien auf ihre histologischen Feinheiten hin vergleichend untersuchte, konnte den Nachweis erbringen, daß bei einem Teil der Insekten eine Trennung zwischen Endfaden und Endkammer vorliege, bei einem andern Teil jedoch fehle. So geht z. B. aus seiner Abbildung der *Rhizotrogus*-Endkammer das Vorhandensein der Scheidewand deutlich hervor, während sie bei andern Formen nur undeutlich, bei wieder andern gar nicht vorhanden ist. Diese Befunde wurden durch neuere Untersuchungen bestätigt, von denen ich besonders die von GROSS namhaft machen möchte. Die drei von KORSCHELT gekennzeichneten Modi der Endfadenabgrenzung standen bisher unvermittelt nebeneinander. Die Verschiedenartigkeit wird jedoch sofort verständlich, sobald man annimmt, — wie ich es für *Tenebrio* als Faktum vorgefunden habe, — daß die Trennung von Endfaden und Endkammer den am weitesten fortgeschrittenen Entwicklungszustand bedeutet. Am ursprünglichsten hingegen sind die Ovarialröhren ohne Scheidewand, da dieser Zustand bei der Entstehungsweise des Endfadens als erster durchlaufen wird.

Was die physiologische Bedeutung des Endfadens anbelangt, so ist seine Funktion als Befestigungsmittel lange erwiesen. Daß diese Befestigung angestrebt wird, hat seinen Grund darin, daß infolge der massigen Oogonienbildung und der damit verbundenen Ausdehnung der Endkammer eine besonders dauerhafte Anheftung der schwer gefüllten Ovarialröhren vonnöten wird, da der Fettkörper allein sie nicht mehr in normaler Lage zu halten vermag.

Es sei hier eine Mitteilung von HEYMONS bezüglich der Endfäden von *Phyllodromia* erwähnt. Der Autor bildet auf Fig. 10 seiner Tafel XII ein Entwicklungsstadium ab, in dem die Verbindung der Genitalanlage mit dem Pericardialseptum gelöst ist, und sagt bei Besprechung dieses Zustandes auf S. 520: »Ich habe nun schon oben darauf hingewiesen, daß die Spitze des Endfadens weder das Herz noch das Pericardialseptum erreicht, sondern frei endigt.« Auf Grund dieses Befundes kommt Verfasser dann wohl zu dem Urteil: »Von wesentlicher Bedeutung für die Geschlechtsdrüsen ist bei *Phyllodromia* der Endfadenapparat nur in der embryonalen und larvalen Entwick-

lungsperiode. Während dieser Zeit hat er die Aufgabe, die Lageveränderungen der Genitalien zu ermöglichen. Beim erwachsenen Tier dürfte der Endfadenapparat dagegen seine Bedeutung gänzlich verloren haben«.

Bei *Tenebrio* liegen diese Verhältnisse anders; allerdings haben ja die Coleopteren auch eine viel energischere Metamorphose durchzumachen. Nachdem das Aufhängeband die Keimdrüse im Embryo an Ort und Stelle gebracht hat, hört die Verbindung zwischen Keimdrüse und Herzregion, bzw. Pericardialseptum keineswegs auf, sondern persistiert während der ganzen Entwicklungsdauer, ja von der larvalen Periode an wird der Suspensorialapparat ganz erheblich verstärkt, was bei der bedeutenden Volumzunahme der Ovarialröhren leicht verständlich wird.

Von der Umbildung des zuletzt geschilderten Puppenovars bis zum Käferovarium ist nun kein großer Schritt mehr. Im wesentlichen tritt dabei nur die Modifizierung des Ausleiteapparates, als letzte aller Entwicklungsveränderungen, in den Vordergrund. Der Eiröhrenstiel war, entsprechend seiner Funktionslosigkeit, bisher sehr in der Entwicklung zurückgeblieben. Auf der Fig. 19 hatte er noch gar kein Lumen, das jedoch am Ende der larvalen Periode (Fig. 20) entsteht. Er legt sich mit konkaver Basis dem verbreiterten, unteren Endkammerteile an. Während des ganzen Puppenstadiums (vgl. Textfig. 9 und 10) tritt ein wesentlicher Fortschritt nicht auf. Erst bei der Umwandlung in die Imago verändert sich auch der Eiröhrenstiel, gemäß den seiner nun harrenden Funktionen. Schon in Textfig. 10 gibt sich das Lumen zu erkennen. Es wird nun durch das Reifen und Hindurchwandern der reifenden Eizellen ausgeweitet, wodurch die »Eifollikel« zustande kommen. Der Eifollikel ist also mesodermaler Natur und reicht bis zur Basis der Endkammer, die als »Keimlager« zu bezeichnen ist, da nur dort die jungen Oocyten ihre Entstehung nehmen. Ein Unterschied zwischen Keimlager und Eifollikel bleibt aber immer bestehen, wenn auch die Grenze dadurch verwischt wird, daß sich zahlreiche Epithelkerne aus dem Verbande des Eifollikels lösen und sich über das Keimlager hin lose zerstreuen. Sie bezwecken hiermit eine sofortige epitheliale Umkleidung der jungen Oocyte, die damit dem Follikel zugeführt wird. Anderseits scheinen die in der Endkammer befindlichen Epithelzellen eine Assimilation der Nährzellen zu begünstigen.

Tenebrio molitor besitzt nämlich — um die GROSSsche Bezeichnung zu wählen — telotrophe Eiröhren. Die Entstehung der Eier

ist auf die Oogonien beschränkt, die im Keimlager liegen; die ganze übrige, die Endkammer ausfüllende Hauptmasse der Oogonien sind aber abortive Eizellen (KORSCHELT) und können im ausgebildeten Käferovar direkt als »Nährzellen« benannt werden, der sie einschließende Teil der Endkammer als »Nährkammer«.

In Kern und Plasma der Nährzellen (vgl. Fig. 22), die dem Keimlager zunächst liegen, sieht man kleine, stark lichtbrechende, ovale Körner, die nach Zerfall der Nährzelle von allen Oocyten begierig aufgesogen werden. Die Auflösung der Nährzellen geschieht unter dem Einfluß der in der Endkammer befindlichen Epithelkerne,



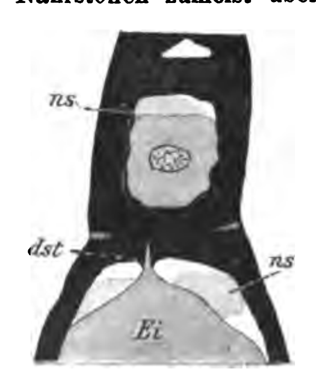
Textfig. 11.
Photogramm von Eiröhren einer eben ausgeschlüpften Imago.

wobei zunächst der Nährzellenkern degeneriert, sodann die ganze Zelle.

Die jungen Oocyten treten in relativ geringer Anzahl auf, sind länglichoval gestaltet und liegen mit ihrem Längsdurchmesser quer zur Länge der Eiröhre. Sie werden durch die Epithelzellen in eine Reihe hintereinander geschaltet, so daß sie den Follikel perlschnurartig passieren können. Die Fig. 22 und Textfig. 11 veranschaulichen diese Verhältnisse. Auf dem Photogramm, Textfig. 11, erkennt man auch den durch eine Scheidewand von der Nährkammer deutlich getrennten Endfaden, der nunmehr zu einem langen, dünnen Bande ausgewachsen ist und vom Peritoneum rings umgeben wird.

Die Ovarialröhren eines geschlechtsreifen Käfers bieten dann den perlschnurartigen Anblick dar, der zur Genüge von vielen Insekten bekannt ist. Die längliche Endkammer schnürt sich gegen den Follikel etwas ein, der in einer Reihe hintereinander Eier von verschiedenen Entwicklungsstufen beherbergt. Die jüngsten Eier liegen natürlich dem Keimlager am nächsten. Die im Follikel heranwachsenden Eizellen haben einen relativ großen, blaßgefärbten Kern mit deutlicher Wabenstruktur (= Keimbläschen). Bei den jüngeren Eiern in der Mitte gelegen, nähert er sich in großen Eiern, in denen die Ausbildung des Dotters beginnt, zumeist der Peripherie des Eies, ein Verhalten, das schon KORSCHELT u. a. an verschiedenen Insekten konstatiert und mit Recht auf eine Beteiligung des Kerns an der Nährstoffaufnahme des Eies zurückgeführt haben.

Der Follikel hat nämlich für die Ernährung der Eizelle eine große Bedeutung. Er nimmt die durch Zerfall der Nährzellen entstandene Nährsubstanz in sich auf, verarbeitet sie und gibt sie an die Eizellen ab. Die Eizellen sind daher — wie auch aus Fig. 22 erhellt — an ihrer Peripherie, wo sie dem Follikel anliegen, mit Nährstoffen zumeist überladen; ja, die Nährstoffzufuhr seitens des Follikels ist bei *Tenebrio molitor* speziell eine so intensive, daß die heranwachsenden Eizellen das Nährmaterial gar nicht schnell genug zu fassen vermögen, zumal die Eizelle zugleich noch von andrer Seite mit Nahrung versorgt wird. Die Folge davon ist, daß sich dieses überreichliche Nährmaterial zwischen Follikel und Eizelle ablagert, welche Ansammlung bei den jungen Eiern zumeist eine sehr bedeutende ist (Textfig. 12), wodurch der Follikel gezwungen wird, auf einen breiten Zwischenraum hin von der Eioberfläche zurückzuweichen. Erst allmählich gelingt es dem Ei, der beigegebenen Nährsubstanz Herr zu werden, was jedesmal erfolgt ist, sobald im Innern der Eier die Dotterbildung eintritt, die von der Eiperipherie nach der Mitte fortschreitet. Alsdann liegt der Follikel dem Ei fest an.



Textfig. 12.
Sagittalschnitt durch einen imaginalen Eifollikel.

Nachträglich finde ich bei Durchsicht der Literatur, daß MOLLISON jüngst einen ganz übereinstimmenden Fall für die Eier von *Melolontha* beschrieben hat. Es freut mich daher, seine Befunde bestä-

tigen zu können. Eine Faltenbildung, wie sie KORSCHELT und RABES am Eifollikel von *Rhizotrogus* wahrgenommen haben, konnte ich bei *Tenebrio* nicht konstatieren.

Ich hatte vorhin erwähnt, daß die jungen Eier noch auf eine zweite Art ernährt werden. Es geschieht dies durch Dotterstränge, wie sie auch von vielen andern Insekten, hauptsächlich von Hemipteren und Coleopteren beschrieben worden sind. Besonders haben KORSCHELT und GROSS auf diese Dotterstränge aufmerksam gemacht. Letzterer liefert auch von verschiedenen Coleopteren, wie *Silpha*, *Cetonia*, *Geotrupes*, *Coccinella* u. a. diesbezügliche Bilder. Die auffallendste Übereinstimmung mit den bei *Tenebrio* vorliegenden Verhältnissen zeigen seine Abbildungen der Eiröhren von *Coccinella ocellata* in den Figuren 167—176, sowohl hinsichtlich der Beschaffenheit von Endfaden und Endkammer, wie von Follikel und Dottersträngen. Eine geradezu frappante Ähnlichkeit besteht zwischen der Fig. 175 von GROSS und meiner Textfig. 12. Dort wie hier ist der dünne Dotterstrang nur auf eine kurze Entfernung getroffen, weil die Dotterstränge wegen der im Follikel befindlichen Eizellen nicht geradlinig verlaufen können, sondern im Bogen, tangential an den einzelnen Oocyten vorüber, nach dem Keimlager zu ziehen gezwungen sind. Auch GROSS zeichnet in der Figur einen Spaltraum zwischen Follikel und Ei, läßt ihn aber leer, während er bei *Tenebrio* immer Nährsubstanz enthält. Die Existenz der Dotterstränge währt nur bis zur Umsäumung der Eier durch das Follikelepithel, alsdann schnüren sie sich ab und verfallen der Degeneration.

Das am weitesten entwickelte, schon mit Dotterschollen versehene Ei liegt am Übergange des Eiröhrenstiels in den Eierkelch. An dieser Grenze liegt ein epithelialer Pfropf, der offenbar ein zu frühzeitiges Hineinwandern der Eier in den Eierkelch verhindert, denn er schließt den Eiröhrenstiel gegen den Eierkelch völlig ab, und bei der Entleerung der Eier müssen diese den Pfropf zerstören. Dieser Epithelialpfropf, der in seinem Innern eine lockere, quer angeordnete Faserung erkennen läßt, wurde bereits von KORSCHELT (2) für die Ovarialröhre von *Rhizotrogus* beschrieben. Da der von ihm auf Tafel XVIII in Fig. 29 abgebildete Pfropf hinsichtlich des Habitus, der Größe und der Lage mit dem von mir bei *Tenebrio* aufgefundenen völlig übereinstimmt, kann ich mir eine besondere Wiedergabe ersparen.

Auf die Untersuchung der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane habe ich verzichtet. Nur auf dem Schnitt, Textfig. 13, ist

die Mündung des Ausleitapparates ventral von der Afteröffnung sichtbar. NUSBAUM hat unstreitig recht, wenn er die Entstehung der äußeren Geschlechtsorgane auf ectodermale Einstülpungen zurückleitet, worauf ja schon z. B. die chitinige Beschaffenheit des Penis schließen läßt.

B. Die postembryonale Entwicklung des Hodens.

Bezüglich der Hodenentwicklung bei *Tenebrio* kann ich mich kürzer fassen, denn es ist nicht meine Absicht, eine spermatogenetische Studie zu publizieren. Zur Ergründung der spermatogenetischen Vorgänge bedarf es auch durchaus andrer Konservierungsmethoden; doch für mich waren ja andre Gesichtspunkte maßgebend.

Wir haben die Betrachtung des Hodens in Fig. 17 verlassen, woselbst die sichelförmigen Zellen durch ringförmiges Auseinanderweichen die sechs Hodendivertikel gebildet haben. In diese dringt nun — wie der nächstfolgende Hoden eines $^3/_4$ mm breiten Mehlwurmes in Fig. 23 demonstriert — die Masse der Keimzellen ein. Letztere Figur zeigt nur zwei Hodenbläschen im Längsschnitt. Gerade nun so, wie es bei der Ovarialanlage Fig. 18 geschah, gehen auch die Urkeimzellen des Hodens aus ihrer rundlichen Gestalt in eine mehr längliche über. Ein Querschnitt, etwa durch die Mitte eines solchen Hodendivertikels geführt und bei 1156 facher Vergr. in Fig. 24 abgebildet, läßt die wandständige Lagerung der sichelförmigen Kerne erkennen, die mitten zwischen sich die Keimzellen einschließen. Der Längsschnitt, Fig. 23, zeigt ferner noch, daß die sichelförmigen Kerne, wie es beim Ovarium (vgl. oben) der Fall war, hauptsächlich nach der Terminalspitze des Hodendivertikels hinwandern, und dort bei der Weiterentwicklung des Hodens einen dem Endfadenapparat des Ovars ganz ähnlichen Terminalapparat bilden. Fig. 25, welche die Hodenanlage einer $1^1/_4$ mm breiten Larve vor Augen führt, zeigt diesen Terminalapparat, in dessen Inneren sichelförmige Kerne und auch quere Fasern sichtbar werden. Demnach haben wir es hier ganz homolog mit dem Endfadenapparat des Hodenbläschens zu tun. Allerdings fällt sofort auf, daß die Ausdehnung dieser Endfadenanlage bei weitem nicht diejenige des Ovars erreicht, ein Umstand, der sich damit erklärt, daß die Hoden schon während des Puppenstadiums so fest zu beiden Seiten des Darmes eingepreßt liegen, daß eine

Verschiebung nicht statthaben kann und infolge dessen eine besondre Anheftung überflüssig wird.

Die Endfadenanlage des Hodens erstreckt sich vornehmlich in der Medianebene des Hodensäckchens, so daß sie bei den zwei andern Hodendivertikeln der Fig. 25, die tangential getroffen wurden, zu fehlen scheint. Der Basalteil des Hodenbläschens, der gewissermaßen als »Endkammer des Hodens« anzusprechen wäre, ist insofern nicht ganz getreu wiedergegeben, als das in ihm befindliche Keimmaterial eine viel ausgesprochenere, unregelmäßige Gestaltung zeigt, etwa wie es für das Ovar auf Fig. 19 zutraf. Zwischen diesem unregelmäßig geformten Zellmaterial, das ich als Ursamenzellen ansehen möchte, liegen nun im Gegensatz zu den Eiröhren sehr viele, längliche, sichelförmige Kernchen, an denen man das Bestreben wahrnehmen kann, die Spermatogonien in größeren Bezirken zu umfassen. Und so sehen wir schon in einem etwas älteren Hoden (Fig. 26) die Spermatogonien in größeren Gruppen vereint und kranzförmig umgeben von sichelförmigen Kernen, wodurch das Innere des Bläschens in voneinander gesonderte Spermatogonienbezirke abgeteilt erscheint. Diese epithelialen Kerne im Innern des Divertikels scheinen größtenteils Abkömmlinge der Kerne des Terminalapparates zu sein, der sich seines Kernmaterials ganz entledigt, da er später degeneriert. Der äußere Habitus des Hodendivertikels ist fast kreisrund, die Einschnürung gegen die Vasa efferentia ist auf Fig. 25 leicht ersichtlich; daselbst sieht man auch stellenweis Kerne der zarten peritonealen Umhüllung. Schon auf Fig. 26 hat sich der Terminalapparat im Verhältnis zum Keimfach bedeutend reduciert und enthält einige ovale Kerne, die von den sichelförmigen abstammen.

Der von mir beschriebene Terminalapparat des Hodens ist identisch mit der von Demokidoff am larvalen Hoden von *Tenebrio molitor* aufgefundenen »Linse«, und ich will diesen Ausdruck ebenfalls annehmen, da er der Gestalt des Terminalapparates tatsächlich entspricht, wobei zu beachten ist, daß die Linse dem Endfaden des Ovariums äquivalent ist. Demokidoff behauptet, daß Linse und Endkammer der Ovarialröhren einander identisch seien, was ich durchaus in Abrede stellen muß. Hinsichtlich der Bedeutung dieser Linse hat sich Demokidoff dahin erklärt, daß die Linse »in gar keiner Beziehung zur Samenbildung« stehe, und höchstens als ein »Stützorgan« aufgefaßt werden könne, denn es ziehe von der Linse aus ins Innere ein »faseriger Strang«.

Auf Fig. 27, die einen Medianschnitt durch einen Hoden eines

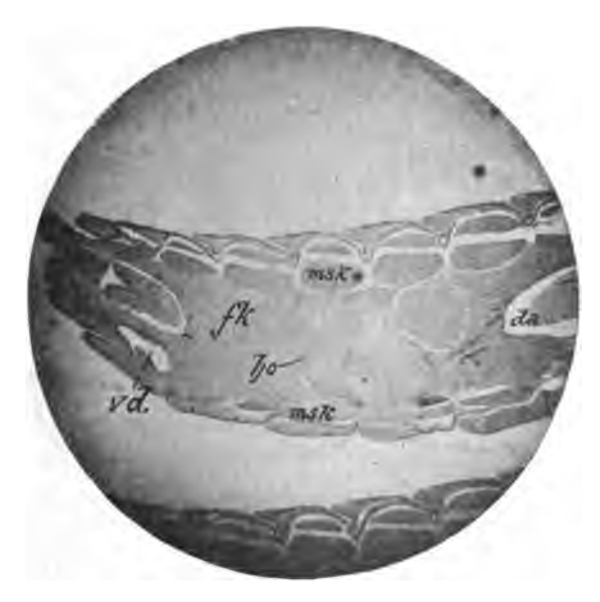
ausgewachsenen Mehlwurmes darstellt, ist die Linse in relativ großer Ausdehnung vorhanden, ja man kann sagen, in der größten, die sie überhaupt jemals erreicht. Sie liegt dem terminalsten Ende des Hodendivertikels auf und hebt sich von diesem durch blassere Färbung ab. In der Medianebene ist die Linse am mächtigsten, während sie nach ihrem Rande zu immer schmäler wird; sie sitzt dem Hoden wie eine Kugelkappe auf und ist mit ihm in der gemeinsamen Tunica eingeschlossen. Von dieser Linse aus wird — genau wie es beim Ovarialendfaden geschah — ein Zapfen in das Innere des Hodenbläschens vorgeschoben, und zwar tiefer hinein als bei den Eiröhren. DEMOKIDOFF will in diesem Zapfen, den er »Strang« nennt, eine Faserung erblickt haben. Es ist möglich, daß sie existiert, doch konnte ich sie nicht wahrnehmen. Die Faserung der Linse ist jedenfalls eine schwächere als beim homologen Ovarialendfaden.

In dem erwähnten Zapfen liegt auf Fig. 27 eine beträchtliche Anzahl kleiner, ovaler Kerne, wie es auch DEMOKIDOFF in seiner Fig. 2 wiedergibt. Sie sind zum Teil Abkömmlinge der im Keimfach verbliebenen epithelialen Kerne, zum Teil scheinen sie von dem ehemaligen Kernmaterial der Linse herzustammen und in das Keimfach eingewandert zu sein. Es scheint mir, daß diese kleinen Kerne eine alimentäre Bedeutung haben und von den in Fortbildung begriffenen Spermatogonien eifrigst verbraucht werden. Auf eine derartige Bedeutung der kleinen Kerne wurde ich durch das Studium einer Arbeit von TÖNNIGES hingelenkt, der im Hoden von *Lithobius* ganz ähnliche, kleine ovale Kerne fand. TÖNNIGES leitet sie von der epithelialen Wandung des Hodens her und schreibt ihnen den Charakter von Nährzellen zu.

Was den sogenannten »Zapfen« betrifft, so erstreckt er sich selbst in der Zeit seiner Maximalausdehnung nur in der Medianebene des Hodens und fehlt daher auf tangentialen oder sagittalen Schnitten vollständig, wie Fig. 28 erkennen läßt.

Die Hodenbläschen schwellen, während in ihrem Innern die lebhaften Teilungsvorgänge stattfinden, bedeutend an und erreichen schon beinahe am Ende der larvalen Periode ihre Maximalausdehnung. Je mehr sich die Hodenanlage ihrer definitiven Ausbildung nähert, desto mehr tritt der Terminalapparat in den Hintergrund, und darin besteht ein erheblicher Unterschied gegenüber dem Ovarialendfaden, ein Verhalten, das sich aus der späteren Funktionslosigkeit der Linse erklärt. Sie verkümmert während des Puppenstadiums und ist im Käferhoden ganz verschwunden. Denn eine besondere Anheftung der

sechs Hodenblasen ist in der Imago nicht von nöten, da sie durch ihre in Textfig. 14 ersichtliche rosettenförmige Lagerung schon Halt genug aneinander haben. Zudem wird der Umfang der Hodenblasen in der Imago ein so mächtiger, daß sie den ganzen Innenraum von drei Abdominalsegmenten einnehmen. Ihre Lage zur Zeit der Geschlechtsreife ist daher infolge des von der Körpermuskulatur ausgeübten Druckes eine zusammengepreßte, wie dies schon aus dem Puppenstadium (Textfig. 13) ersichtlich ist. Eine besondre Fixierung mittels eines Endfadens ist daher überflüssig, und aus diesem Grunde verfällt die Linse schon vorher der Degeneration.

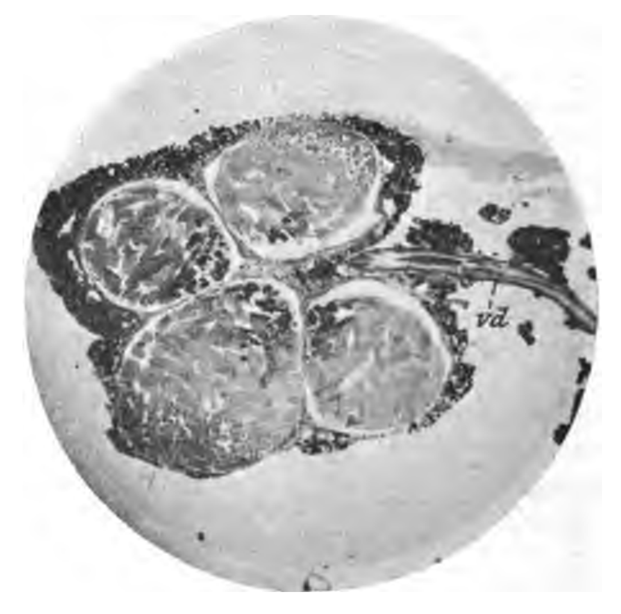


Textfig. 13.
Photogramm von einem sagittal durchschnittenen Puppenabdomen.

Das Keimzellenmaterial liegt in dem Keimfache nicht bunt durcheinander, sondern man kann schon während der larvalen Periode innerhalb des Hodens verschiedene Entwicklungszonen wahrnehmen. Ganz entsprechend den Verhältnissen bei den Ovarialröhren trifft man, vom terminalen Pole, d. h. also der »Linse« ausgehend, zuerst die am meisten zurückgebliebenen Elemente, am entgegengesetzten Pole, in der Nähe der Einmündung des Vas efferens die am weitesten fortgeschrittenen Kernelemente. Diese Zonenbildung bleibt (vgl. Textfig. 14) bis zum imaginalen Zustand erhalten, nur mit dem Unterschiede, daß die einzelnen, die Zonen erfüllenden Elemente sich mit

der allgemeinen Weiterentwicklung ebenfalls weiterbilden, so daß man also z. B. im imaginalen Hoden an derselben Stelle Spermatozoen findet, wo vordem im larvalen Hoden Spermatocyten lagen. Man vergleiche im KORSCHELT-HEIDERschen Lehrbuche (2) die Fig. 277 und 278, welche eine analoge Zoneneinteilung in den Hoden von *Pentatoma* und *Heterocope* zeigen.

Es erübrigen nun noch einige Worte über die Lageveränderung des Hodens. Während der larvalen Periode befindet er sich im sechsten Abdominalsegmente, wo er in dorso-lateraler Richtung vom Darmrohr lagert. Aber schon gegen Ende der larvalen Periode ist



Textfig. 14.

Photogramm eines Schnittes durch vier Testikel einer Imago.

der Umfang der Hodenblasen so erheblich, daß sie sich auch in die benachbarten Segmente hineinerstrecken. Die ausgebildeten sechs Hodenblasen liegen rosettenförmig nebeneinander und schließen in der Mitte das Vas deferens ein, in das sich die sechs kurzen Vasa efferentia ergießen. Das Vas deferens tritt dann zwischen zwei Hodenblasen (Textfig. 14) aus der Mitte heraus und leitet zu dem äußeren Geschlechtsapparat über, der ectodermaler Herkunft ist und (vgl. Textfig. 13) ventral vom After nach außen führt.

Hiermit wäre ich am Ende meiner Untersuchungen angelangt,

und ich fasse zum Schlusse noch die Resultate des dritten Abschnittes kurz zusammen:

1) Ovarial- und Hodenanlage sind in der ersten Zeit ihrer postembryonalen Entwicklung noch außerordentlich ähnlich und mit Sicherheit nur an der Zahl der sich ausbildenden Divertikel zu unterscheiden.

2) Während der jüngsten postembryonalen Periode werden die Geschlechtsdrüsen seitens des Fettkörpers von einem zarten Peritoneum umkleidet.

3) Die sichelförmigen Zellen weiten durch epitheliale Verteilung auf der Wandung die jungen Geschlechtsdrüsen-Divertikel aus, in welche dann die Keimzellen eintreten. Auf diese Weise geben die sichelförmigen Zellen Veranlassung zur Ausbildung der Ovarialröhren bzw. Hodenbläschen.

4) Die sichelförmigen Zellen der Ovarialanlage drängen sich am terminalen Pole der Ovarialröhren zusammen und bilden hier einen ziemlich umfangreichen Terminalapparat, der später zu einem typischen Endfaden in die Länge wächst.

5) Die sichelförmigen Zellen der Hodenanlage sammeln sich besonders reichlich in dem Keimfach des Hodenbläschens an, umfassen die Spermatogonien bezirkartig und spielen wahrscheinlich die Rolle von Nährzellen. Homolog dem Endfaden des Ovars kommt es auch hier zur Ausbildung eines allerdings kleineren Terminalapparates, der sogenannten »Linse«, die während des Puppenstadiums degeneriert.

6) Ovarialröhren und Hodenblasen lassen im Innern mehrere Entwicklungszonen der Genitalzellen erkennen, und zwar liegen die am weitesten in der Entwicklung fortgeschrittenen in der Nähe des Eiröhrenstiels bzw. Vas efferens.

7) Die telotrophe Eiröhre von *Tenebrio* gliedert sich in Endfaden, Nährkammer, Keimlager, Follikel, Eierkelch. Epithelzellen der Nährkammer und des Follikels vermitteln die Auflösung der Nährzellen, dessen Nährstoffe den Oocyten einerseits durch Dotterstränge zugeführt werden, die mit dem Keimlager in Verbindung stehen, anderseits durch Ausscheidung des Follikels dem Ei einverleibt werden, wobei es zur Bildung eines zwischen Follikel und Eizelle auftretenden Spaltraumes kommt, in dem ein großes Quantum Nährsubstanz liegt und seiner allmählichen Verzehrung seitens der Oocyte harrt.

8) Oviduct und Vas deferens treten mit dem äußeren Geschlechtsapparat in Verbindung, der aber ectodermaler Herkunft ist.

Marburg i. H., im August 1906.



Literaturverzeichnis.

1884. H. AYERS, On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. III. Nr. 7.

1885. BALBIANI, Contribution à l'étude de la formation des organs sexuels chez les Insectes. Récueil zoologique suisse II.

1887. BLOCHMANN, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. XII.

1892. BOVERI, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. VIII.

1878. A. BRANDT, Das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig.

1894. A. BRAUER (1), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. LVII.

1895. —— (2), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Ibid. Bd. LIX.

1873. BÜTSCHLI (1), Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Sagitta. Diese Zeitschr. Bd. XXIII.

1888. —— (2), Bemerkungen zur Entwicklung von Musca. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

1890. CARRIÈRE, Die Entwicklung der Mauerbiene. Arch. Mikr. Anat. Bd. XXXV.

1897. CARRIÈRE u. BÜRGER, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene. Nova Acta. Abh. d. Kaiserl. Leop. Carol. deutsch. Ak. d. Naturf.

1888. CHOLODKOWSKY (1), Über die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anz. 11.

1890. —— (2), Zur Embryologie der Hausschabe. Biol. Centralbl. 11.

1891. —— (3), Die Embryonalentwicklung von Blatta germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Bd. XXXVIII.

1902. DEMOKIDOFF, Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. Zool. Anz. Heft 678.

1876. A. DOHRN, Notiz zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.

1892. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl. 12.

1877. GANIN, Matériaux pour la connaissance du développement postembryonnaire des Insectes. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.

1888. GRABER (1), Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LV.

1889. —— (2), Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVI.

1890. —— (3), Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVII.

1891. —— (4), Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVIII.

1891. —— (5), Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anz. Bd. XIV.

1879. GROBBEN, Die Embryonalentwicklung von Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II.

1903. J. GROSS, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XVIII.

1903. GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- undNährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
1885. HEIDER (1), Über die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus. Abh. d. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin.
1889. —— (2), Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena.
1891. HENKING (1), Methoden bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Insekteneiern. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. VIII.
1892. —— (2), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines. Diese Zeitschr. Bd. LIV.
1891. HEYMONS (1), Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. Diese Zeitschr. Bd. LIII.
1895. —— (2), Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.
1896. —— (3), Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin.
1896. —— (4), Die Flügelbildung bei der Larve von Tenebrio. Sitzb. Ges. Nat. Fr. Berlin.
1897. —— (5), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1901. —— (6), Die Entwicklungsgeschichte der Skolopender. Zoologica Bd. XIII.
1885. KOROTNEFF, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
1886. KORSCHELT (1), Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insektenovariums Diese Zeitschr. Bd. XLIII.
1887. —— (2), Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Ibid. Bd. XLV.
1887. —— (3), Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta. Acad. Leop. Carol. Bd. LI.
1889. —— (4), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. IV.
1892. KORSCHELT und HEIDER (1), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Heft 2. Jena.
1902. —— (2), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena. Lieferung 1.
1887. KOWALEWSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden I. Diese Zeitschr. Bd. XLV.
1867. LANDOIS und THELEN, Zur Entwicklungsgeschichte der facettierten Augen von Tenebrio molitor. Diese Zeitschr. Bd. XVII.
1897. LÉCAILLON (1), Contribution à l'étude des premiers phénomènes du développement embryonnaire chez les Insectes, particulièrement chez les Coléoptères. Arch. Anat. Micr. Tome I. Paris.
1898. —— (2), Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomelides. Thèse. Paris.
1898. —— (3), Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomelides. Arch. Anat. Micr. Paris. Tome 2.
1901. —— (4), Recherches sur l'ovaire des Collemboles. Arch. Anat. Micr. Paris. Tome 4.
1903. —— (5), Sur le développement de l'ovaire de Polyxenus lagurus. C. R. Acad. Sc. Paris. Tome 136.

1876. P. Mayer, Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. Jena.
1869. Melnikow, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten. Arch. f. Naturg. Bd. XXXV.
1904. Mollison, Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von Melolontha vulgaris. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII.
1901. Noack, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. LXX.
1882. J. Nusbaum, Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. 5.
1897. Rengel, Das Darmepithel von Tenebrio molitor während der Metamorphose. Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1890. Ritter, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Diese Zeitschr. Bd. L.
1905. Saling, Notizen über Parthenogenese bei Tenebrio molitor. Zool. Anz. Bd. XXIX.
1905. Schwangart, Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biolog. Centralbl. Bd. XXV.
1881. Selvatico, Sullo sviluppo embrionale dei Bombicini. Boll. Bacchicolt. Ann. 8.
1904. Selys-Longchamps, Recherches sur le développement embryon. du premier segm. abdom. chez Tenebrio molitor. Bull. Acad. Sc. Belge.
1886. Spichardt, Beitrag zu der Entwicklung der männlichen Genitalien bei Lepidopteren. Inaug.-Diss. Bonn.
1847. F. Stein, Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. (Monogr.) Berlin.
1892. Tichomiroff, Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschr. z. 70. Geb. Leuckarts. Leipzig.
1902. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden Diese Zeitschr. Bd. LXXI.
1902. Toyama, Contributions to the study of silk-worms. 1) On the embryology of the silk-worm. Bull. Coll. Agric. Tokyo Univ. Vol. 5.
1889. Voeltzkow, Entwicklung im Ei von Musca und Melolontha vulgaris. Arbeiten d. Zool. Inst. Würzburg. Bd. IX.
1882. Weismann, Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Beitr. z. Anat. u. Phys. (Festschr. f. Henle.) Bonn.
1889. Wheeler (1), The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Vol. 3.
1893. —— (2), A contribution to the insect embryology. Journ. of Morph. Vol. 8.
1888. Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. III.
1884. Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL.
1889. Woodworth, Studies on the embryological development of Euvanessa Antiopa. Cambridge.



Erklärung der Abbildungen.

Erläuterung der allgemein gültigen Figurenbezeichnungen.

a^{IV}, ^{V}... Abdominalsegmente;
ab Aufhängeband;
af Amnionfalte;
ah Amnionhöhle;
am Amnion;
az Ansatzzellen;
bm Bauchmark;
bt Basalteil (= Endkammer);
c Cölom;
cbl Cardioblasten;
cs Cölomsäcke;
cw Cölomwand;
d Dotter;
da Darm;
dlh definitive Leibeshöhle;
dst Dotterstränge;
dz Dotterzellen;
ed Enddarm;
edf Endfaden;
edk Endkammer;
ef Endfadenapparat;
ei Ei;
ek Ectoderm;
epk Epithelkerne;
epl Endfadenplatte;
est Eiröhrenstiel;
fdo feinkörniger Dotter;
fk Fettkörper;
fo Follikel;
ga Genitalanlage;
gdo grobkörniger Dotter;
gz Genitalzellen;
h Herz;
haf hintere Amnionfalte;
ho Hoden;
kbl Keimhautblastem;
kf Keimstreif;
kl Keimlager;
kz Keimzellen;
l Linse;
m Mesoderm;
mde Mitteldarmepithel;
mg MALP[illegible];
[illegible]
mka Muskelanlage;
ms Mesenchym;
msk Muskulatur;
mw Maschenwerk des Peritoneums;
nk Nährkammer;
ns Nährsubstanz;
nz Nährzelle;
o Oolemma;
oc Önocyten;
od Oviduct;
og Oogonien;
ooc Oocyten;
ov Ovarium;
oz ovale Zellen;
p Paracyten;
pk Peritonealkerne;
pr Proctodäum;
ps Pericardialseptum;
pt Peritoneum;
pw Primitivwülste;
pz peritoneale Zellen;
r Rinne;
rk Richtungskörper;
s Serosa;
sch Schizocöl;
schw Scheidewand;
sgr Segmentgrenze;
sk sichelförmige Kerne;
sp Spermakern;
spah spätere Amnionhöhle;
spg Spermatogonien;
spk Spaltkern;
st Stigma;
sz sichelförmige Zellen;
tb Tragband;
th Thelyid;
tr Trachee;
tt [illegible] = Endfaden[illegible]
[illegible] Blatt;
[illegible]

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenprismas in Kombination mit dem REICHERTschen Stativ II und REICHERTschen Systemen entworfen. Die Mikrophotogramme stellte ich mittels des REICHERTschen vertikalen mikrophotographischen Apparates in Verbindung mit REICHERTS Stativ II bei Auerlicht her.

H.-O. ist die Abkürzung für die Doppelfärbung Hämalaun-Orange G.

Tafel XVII.

Fig. 1. E. P. 70. Kombination zweier benachbarter Längsschnitte durch die Richtungskörperzone eines erst jüngst befruchteten Eies. Vergr. 500. Subl.-Salp. H.-O. 6 μ.

Fig. 2. E. P. 43. Querschnitt durch das Hinterende eines jungen Keimstreifs bei Beginn der Mesodermbildung. Vergr. 250. Formol 1 : 3. H.-O. 6 μ.

Fig. 3. E. P. 69. Sagittalschnitt durch das Hinterende des Keimstreifs zur Zeit der Erhebung der Amnionfalten. Vergr. 250. Sublim.-Salpeters. H.-O. $7^1/_2\,\mu$.

Fig. 4. E. P. 78. Sagittalschnitt durch das hintere Keimstreifende bei beginnender Invagination. Vergr. 250. Chromosmium-Salpetersäure + $NaJO^3$. H.-O. 6 μ.

Fig. 5. E. P. 39. Transversalschnitt durch das hintere Keimstreifende bei beginnender Invagination. Vergr. 170. Subl.-Alk. H.-O. 6 μ.

Fig. 6. E. P. 58. Querschnitt durch das immerse Hinterende des Keimstreifs bei eintretender Segmentierung. Vergr. 500. Subl.-Alk. H.-O. 6 μ.

Fig. 7. E. P. 19. Sagittalschnitt durch die ganze invaginierte Schwanzregion eines Embryos. Vergr. 70. Subl.-Alk.-Eisessig. H.-O. $5^1/_4\,\mu$.

Fig. 8. E. P. 19. Das siebente Abdominalsegment der Fig. 7 in stärkerer Vergrößerung. Vergr. 400. Subl.-Alk.-Eisessig. H.-O. $5^1/_4\,\mu$.

Fig. 9. A. P. 91. Schräger Schnitt durch die Genitalregion eines etwa 4tägigen Embryos. Vergr. 500. Subl.-Alk. DELAF. Hämatox.-Eosin. 5 μ.

Fig. 10. E. P. 23. Querschnitt durch die Genitalanlage eines etwas älteren Embryos. Vergr. 250. Subl.-Alk.-Eisessig. H.-O. $5^1/_4\,\mu$.

Fig. 11. A. P. 83. Querschnitt durch das siebente Abdominalsegment eines wieder superficiell gewordenen Keimstreifs. Vergr. 170. Subl.-Alk.-Boraxkarmin. 5 μ.

Fig. 12. A. P. 94. Transversalschnitt durch die Genitalregion eines etwa 5 Tage alten Embryos. Vergr. 330. Hämatox.-Eosin. Subl.-Alk. 5 μ.

Tafel XVIII.

Fig. 13. E. P. 54. Querschnitt durch die Genitalanlage eines etwa 6 Tage alten Embryos. Vergr. 210. Subl.-Salpetersäure. H.-O. 6 μ.

Fig. 14. E. P. 83. Sagittalschnitt durch die Genitalregion eines Embryos etwa vom Alter der Fig. 12. Vergr. 250. Subl.-Salpeters. H.-O. 6 μ.

Fig. 15. E. P. 83. Derselbe Schnitt wie in Fig. 14, nur etwas mehr lateralwärts geführt. Vergr. 250. Subl.-Salpeters. H.-O. 6 μ.

Fig. 16. E. P. 14. Transversalschnitt durch die junge Ovarialanlage eines 7tägigen Embryos. Vergr. 250. Subl.-Alk. Karmalaun (MAYER). 5 μ.

Fig. 17. E.P. 50. Frontalschnitt durch die junge Hodenanlage eines 7 tägigen Embryos. Vergr. 500. Subl.-Salpeters. H.-O. 6 μ.

Fig. 18. A. P. 113. Frontalschnitt durch die Ovarialanlage eines $^3/_4$ mm

dicken Mehlwurms. Vergr. 674. (WINKELS Homog.-Immers. 2 + Comp.-Ocul. 3.) Eau de Lab. Hämatoxylin. $7^1/_2 \mu$.

Fig. 19. A. P. 34. Querschnitt durch ein junges Ovarium eines 3 mm breiten Mehlwurms. Vergr. 500. Eau de Lab. Hämalaun. 10μ.

Fig. 20. L. P. 23. Längsschnitt durch das Ovarium eines fast ausgewachsenen Mehlwurms. Vergr. 250. Subl.-Eisessig. H.-O. 5μ.

Fig. 21. A. P. 8. Längsschnitt durch die Übergangszone des Endfadens in das Keimfach einer Puppe. Vergr. 250. HERM. Lösung. Eisenhämatoxylin (HEIDENH.) 5μ.

Fig. 22. K. P. 12. Längsschnitt durch die Ovarialröhre einer eben ausgeschlüpften Imago. Vergr. 180. Subl.-Salpeters. H.-O. 8μ.

Fig. 23. A. P. 114. Frontalschnitt durch die Hodenanlage eines $^3/_4$ mm breiten Mehlwurms. Vergr. 674. (WINKELS Homog.-Immers. 2 + Comp.-Ocul. 3.) Eau de Lab. Hämatoxyl. $7^1/_2 \mu$.

Fig. 24. Querschnitt durch einen jungen Hodendivertikel vom Alter der Hodenanlage in Fig. 23. Vergr. 1156. (WINKELS Homog.-Immers. 2, Comp.-Ocul. 5.) Eau de Lab. Hämatoxyl. $7^1/_2 \mu$.

Fig. 25. Junger Hoden eines längsgeschnittenen Mehlwurms von $1^1/_4$ mm Breite. Vergr. 250. Eau de Lab. Hämalaun. 10μ.

Fig. 26. Hoden eines längsdurchschnittenen Mehlwurms von $1^1/_2$ mm Breite. Vergr. 500. Eau de Lab. Hämalaun. 10μ.

Fig. 27. Hoden einer querdurchschnittenen, ausgewachsenen Larve. Vergr. 335. Eau de Lab. Hämalaun. 10μ.

Fig. 28. Hoden eines quergeschnittenen, ausgewachsenen Mehlwurms. Vergr. 180. Eau de Lab. Hämalaun. 10μ.

Das Ephippium von Simocephalus vetulus Schoedler.

Von

Adolf Zwack.

Mit 5 Figuren im Text.

Vorwort.

Die vorliegende Untersuchung wurde im k. k. zoologischen Institut zu Innsbruck durchgeführt, dessen Vorstand, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KARL HEIDER, ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und mannigfache Förderung der Arbeit verbindlichst danke. Auch dem Assistenten, Herrn Privatdozenten Dr. ADOLF STEUER, sei für das der Untersuchung entgegengebrachte Interesse herzlichst gedankt.

In einer früheren Arbeit[1] sprach ich die Überzeugung aus, daß bei den einzelnen Daphnidengattungen Verschiedenheiten in der Ephippialbildung auftreten. Um diese Behauptung wenigstens an einer Form zu beweisen, untersuchte ich *Simocephalus vetulus* Schoedler, da ich gerade von dieser Art genügend Material hatte. Tatsächlich ergaben sich auch Verschiedenheiten, wie ich schon in der eben erwähnten Arbeit (S. 565) angedeutet hatte. Wesentlich diese Abweichungen vom Ephippium der *Daphnia hyalina* sind es, die ich im Vorliegenden anführen will, während ich, um überflüssige Wiederholungen zu vermeiden, Übereinstimmungen nur so weit berühren will, als ihnen besondere Bedeutung zukommt. Bei der Schilderung halte ich mich Schritt für Schritt an die Arbeit über das Ephippium von *Daphnia hyalina* Leydig.

I. Das fertige Ephippium.

Die Hohlprismen (Fig. 1*h*) verhalten sich, was allgemeine Form und Orientierung zur Oberfläche des Ephippiums anbelangt, so ziemlich

[1] Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von *Daphnia hyalina* Leydig. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX, 4. Heft.

wie bei *Daphnia hyalina*, nur fand ich öfter unregelmäßig fünf- und sogar nur vierseitige Prismen, was übrigens ausnahmsweise auch bei *Daphnia hyalina* vorkommt. Während aber dort in der Weite des Lumens halbwegs Gleichmäßigkeit herrscht und der Querschnitt meist ziemlich regelmäßig sechseckig ist, haben wir es hier nicht so, oft treten sogar auffallende Größenunterschiede auf, zwischen größeren Hohlprismen sind kleinere zur Ausfüllung von Lücken und Zwickeln eingereiht.

Manchen Unterschied gibt's im feineren Bau. Die stark lichtbrechenden, mit Poren versehenen Felder in den Längswänden (*l*) sind vorherrschend rundlich und erinnern manchmal geradezu an einen Hoftüpfel in Flächenansicht. Am auffälligsten ist, wie ich schon in der früheren Arbeit auf S. 565 erwähnte, eine »querrunzelige Struktur« der Längswände, wobei die Runzeln auch anastomosieren und ein ganzes Netzwerk bilden können (Fig. 1 *qu*). Ich hielt sie anfangs für leistenförmige Vorsprünge an den Längswänden, überzeugte mich aber bald, daß es sich um quere Scheidewände handelt, durch welche das Lumen des Hohlprismas in mehrere Fächer zerlegt wird. Die Scheidewände sind meist verbogen, bald nach oben bald nach unten konvex und haben dieselbe Struktur wie die Längswände. Ihre Bedeutung ist mir nicht klar. Zur mechanischen Festigung sind sie wohl nicht notwendig, denn die Hohlprismen sind schon an und für sich fest genug. Sehr einleuchtend wäre die Annahme, daß durch die Querfächerung die Luft in den Hohlprismen besser festgehalten werden könnte als bei *Daphnia hyalina.* Wenn man aber durch Kochen in Alkohol die Luft aus dem Ephippium vertreibt, so findet man, daß es hier durchaus nicht schwerer geht als bei *Daphnia hyalina,* Analoges läßt sich bei der Füllung der Hohlprismen mit Luft beobachten. Als Mittel zur Verlangsamung der Luftfüllung bzw. Entleerung der Hohlprismen kann die Fächerung also nicht in Betracht kommen. Vielleicht liegt hier überhaupt kein besonderer Zweck vor, vielleicht handelt es sich nur um eine Bildung, die etwas an die Zuwachsstreifen einer Schnecken- oder Muschelschale erinnert (vgl. II. Teil).

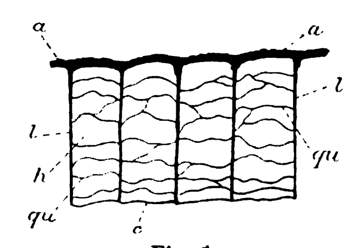


Fig. 1.
Schnitt durch die äußere Wandung des Ephippiums (Normalschnitt auf die Längsachse), sehr stark vergrößert. *h*, Hohlprismen; *l*, deren Längswände; *qu*, Querwände; *c*, Basallamelle; *a* äußere Cuticula.

An der nach innen gewandten Basis der Hohlprismen tritt

insofern eine Abweichung gegenüber *Daphnia hyalina* auf, als eine Gabelung der Längswände unterbleibt, sie enden ganz frei. [Manchmal tritt eine Scheingabelung auf, wenn sich nämlich zufällig gerade am Ende der Längswand links und rechts je eine Querwand ansetzt.] Wir haben hier also nur eine Basallamelle, welche der zweiten oder inneren Basallamelle bei *Daphnia hyalina* entspricht (Fig. 1 *c*). An Schnitten durchs abgelegte Ephippium konnte ich diese Basallamelle anfangs nur an einer ganz bestimmten Stelle sehen, so daß ich schon glaubte, es wäre am größten Teil der Hohlprismen überhaupt keine Begrenzung der Basis vorhanden. Die Untersuchung der in Entwicklung begriffenen Ephippien zeigte aber, daß die erwähnte Basalmembran gebildet wird. Wahrscheinlich wurde sie also beim Schneiden abgerissen und erhielt sich nur an einer Stelle (Fig. 2 *a*).

Viel bedeutendere Abweichungen treten an der nach außen gewandten Basis der Hohlprismen auf. Die Subcuticularkämmerchen fehlen gänzlich, wir haben eine einfache, bräunliche, gleichmäßig dicke äußere Cuticula (Fig. 1 *a*), die über jedem Hohlprisma nach außen schwach konvex, an dem Ansatzpunkt einer Längswand etwas nach innen eingezogen ist. An diese Cuticula, die keine Spur von Poren erkennen läßt, setzen sich die Längswände unmittelbar an, denn eine nach außen gewandte, mit den Längswänden gleichgebaute Basis der Hohlprismen, wie sie bei *Daphnia hyalina* vorhanden war, fehlt hier.

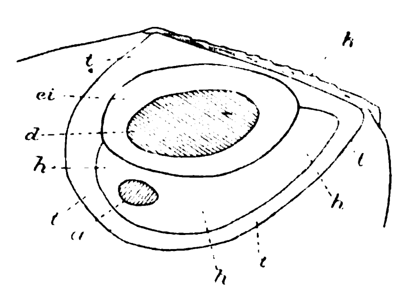


Fig. 2.
Schema des Ephippiums in der Seitenansicht. Obj. 3. LEITZsches Zeichenocular (das Ephippium sitzt noch am Tier fest, deshalb wurde der »farblose Grenzsaum« nicht eingezeichnet). *k*, Rückenkiel; *d*, Dauerei; *ei*, Eiloge; *h*, der von Hohlprismen eingenommene Teil; *t*, der von der facettierten Masse eingenommene Teil; *a*, Inselchen der abweichend gebauten Hohlprismen.

Auffällig ist, daß sich ein kleines, unter der Eiloge liegendes Inselchen (Fig. 2 *a*) von jenen merkwürdigen, abweichend gebauten Hohlprismen vorfindet, wie ich sie bei *Daphnia hyalina* auf S. 551 und 552 beschrieb. Da bei *Simocephalus* überhaupt keine Subcuticularkämmerchen auftreten, fällt ihr Fehlen bei diesen abweichend gebauten Hohlprismen als Unterscheidungsmerkmal weg, die übrigen Merkmale (kleinere Dimensionen, Vorhandensein jener rätselhaften »Masse« usw.) machen aber auch hier die Unterscheidung leicht. — Wie Fig. 2 u. 3 (*h*) zeigt,

finden sich bei *Simocephalus* Hohlprismen nur in der unteren Hälfte des Ephippiums, bloß hinter der Eiloge (*ei*) reichen sie fast bis zum Kiel (*k*) hinauf.

Während bei *Daphnia hyalina* zwei Eilogen waren, findet sich hier nur eine (Fig. 2 *ei*), daher auch nur ein Dauerei (*d*). Die Wandung der Eiloge ist, vom Fehlen der Subcuticularkämmerchen abgesehen, genau so gebaut wie bei *Daphnia hyalina*. Die äußere Cuticula ist dicker als in den übrigen Teilen und stark wellig, wodurch zahlreiche für die Adhäsion von Luft berechnete Vertiefungen entstehen (s. bei *Daphnia*, S. 556 Z. 9). Nicht nur die Eilogenwand, sondern alle nicht von Hohlprismen eingenommenen Teile des Ephippiums (Fig. 2 *t*), besonders die Ränder (mit Ausnahme des oberen Randes), haben diesen Bau, wie es ja auch bei *Daphnia hyalina* war, ebenso ist auch hier der äußerste Rand von jener »farblosen dünnen Lamelle« umsäumt (in der Fig. 2 nicht eingezeichnet). Der Übergang der Hohlprismen in die mit ihnen homologe »facettierte Masse« (Fig. 4 *f*) ist interessant. An den nach außen gewandten Enden der Hohlprismen bemerkt man, daß die Querwände sich einander nähern, sich förmlich wie die Stäbe eines Fächers zusammenschieben, und so entstehen Gebilde, die an ihren inneren Enden noch deutliche Hohlprismen, an ihren äußeren schon »facettierte Masse« sind, wohl ein klarer Beweis für die Homologie. Schließlich schwinden natürlich die Hohlprismen ganz.

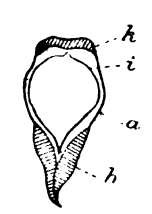


Fig. 3.
Normalschnitt auf die Längsachse des Ephippiums, durch das hintere Ende der Eiloge gehend. Obj. 3. LEITZsches Zeichenocular. *a*, äußere Wandung; *h*, ihre Hohlprismen; *k*, Rückenkiel; *i*, innere Wandung.

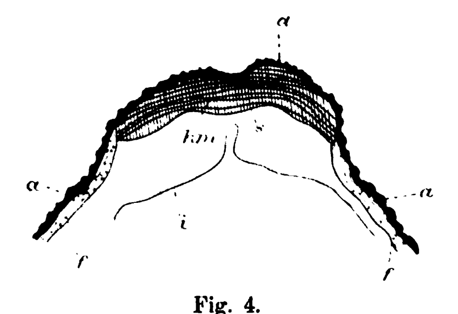


Fig. 4.
Rückenkiel. Obj. 6. LEITZsches Zeichenocular. *a*, äußere Cuticula; *f*, facettierte Masse; *km*, Kielmasse; *s*, Grenzsaum am unteren Rand der Kielmasse; *i*, innere Wandung.

Der obere Rand des Ephippiums wird auch hier von einem Kiel eingenommen (Fig. 4). Er ist (in den mittleren Teilen des Ephippiums) viel breiter und flacher als bei *Daphnia hyalina*, die Oberseite zeigt sich gerade in der Mitte deutlich eingeknickt, die oberflächliche braune Schicht der äußeren Cuticula (*a*) ist von der Kielmasse (*km*) sehr scharf abgegrenzt, ebenso setzt sich die den

Hohlprismen homologe facettierte Masse (*f*) der unmittelbar unter dem Kiel liegenden Ephippialwandung sehr deutlich und scharf von der Kielmasse ab; wiederum sehen wir also, daß die Kielmasse mit der Hohlprismenzone nicht in Beziehung zu bringen ist. Die Kielmasse, die am unteren Rande von einem deutlichen Grenzsaum (*s*) eingefaßt ist, besitzt eine Querstreifung, die so ziemlich dem unteren Rande parallel läuft und sich in der Seitenansicht (Fig. 2 *k*) als Längsstreifung des Kiels bemerkbar macht. Vielfach konnte ich an der Kielmasse noch eine zweite, schwächer ausgebildete Streifung in schräger Richtung beobachten.

Vorn und hinten wird der Kiel viel schmäler und steiler, die Kielmasse nimmt ab, verschwindet schließlich ganz, erhält sich jedoch nach hinten zu weiter als vorn.

Was die innere Wandung des Ephippiums anbelangt, so habe ich zunächst eine Berichtigung des Befundes an *Daphnia hyalina* anzuführen. Ich sprach dort der oberen Hälfte des Hinterteiles der Innenwandung Poren ab, fand aber bei nachträglicher Untersuchung von Glycerinpräparaten, daß dort zahlreiche behöfte Poren vorhanden sind, die sehr klein sind und daher den Eindruck der Pünktelung hervorrufen.

Bei *Simocephalus* ist die innere Wandung (Fig. 4 u. 3 *i*) im Bau einfacher als bei *Daphnia*, sie ist überall, mit Ausnahme des gerade unter der Mitte des Kiels liegenden Teils, mit dicht gedrängten behöften Poren ausgestattet.

Die bei *Daphnia* auftretenden Verklebungen der Ränder der inneren Wandung finden sich auch hier (Fig. 3).

Die Füllung des Ephippiums mit Luft vollzieht sich hier genau so wie bei *Daphnia hyalina*.

II. Bildung des Ephippiums.

Die vorbereitende Faltung der alten äußeren Cuticula tritt auch hier auf, nur stülpen sich die zwischen den Ansatzpunkten je zweier Stützpfeiler gelegenen Strecken der äußeren Cuticula nicht ein, sondern aus und bilden so vorspringende Kuppen, die nur in der Minderzahl abgerundet, meist jedoch, besonders in den oberen Teilen des Ephippiums, fast rechtwinklig zu den Seitenwänden begrenzt sind (Fig. 5 *a*). In diese Form wird die frisch angelegte, noch dünne neue äußere Cuticula hineingepreßt und nimmt ihre Gestalt an (Fig. 5 *a'*). Später tritt eine Erweiternng der Spalte (*s*), eine Abrundung und Abflachung der Kuppen mit gleichzeitiger Verdickung ein. In jenen Teilen, in

welchen keine Hohlprismen sind, sind auch diese Vorgänge bedeutend schwächer, nur die Verdickung tritt auch hier ebenso stark auf.

Mit der Erhärtung der Cuticula ist die Bildung der Cuticularzone fertig.

Genau so wie bei *Daphnia* erfolgt nun die Erweiterung des Binnenraumes der Schale und die Bildung der Hohlprismen bzw. der kompakten facettierten Masse. Von Zeit zu Zeit halten die Zellen in der Bildung der Hohlprismenlängswände inne und bilden eine Querwand, um dann wieder in der früheren Tätigkeit fortzufahren. Man sieht häufig recht deutlich, wie sich die Querwände gegen die Längswände hinbiegen und in sie übergehen. — Der Zellzapfen unter dem Kiel ist hier nicht vorhanden, der Kiel wird von einer einzigen Reihe allerdings ziemlich hoher Zellen gebildet.

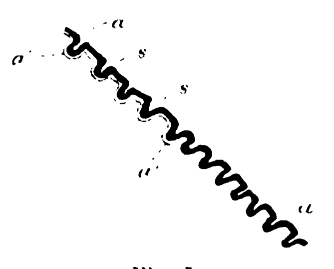


Fig. 5.
Bildung der äußeren Cuticula, sehr stark vergrößert. Die frisch angelegte neue äußere Cuticula (*a'*) wird in die Kuppen der alten äußeren Cuticula (*a*) wie in eine Form hineingepreßt.

Die für *Daphnia* beschriebene Einknickung der Schalenhälften vor der Ablage des Ephippiums tritt auch hier auf. —

Was die Methode anbelangt, so ging ich zu der von Max Wolff empfohlenen Färbung mit Rubin über, die sich recht gut bewährte.

Hat schon das Ephippium von *Simocephalus vetulus* soviel Verschiedenheiten gegenüber jenem von *Daphnia hyalina*, so wird das bei den andern Daphnidengattungen und Arten mindestens ebenso der Fall sein. Die Erwartung, auf noch größere Unterschiede zu stoßen, wenn man die Schutzeinrichtungen für die Dauereier bei andern Cladocerenfamilien untersucht, wird von Scourfield bestätigt (vgl. dessen in meiner Arbeit über *Daphnia hyalina* unter »Literatur« angeführte Arbeiten, besonders sein »proto-ephippium« in The Ephippia of the Lynceid Entomostraca auf S. 241 verdient Beachtung).

Plan (Böhmen), am 31. August 1906.

Studien über Cephalopoden.

I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten.

Von

Werner Marchand

(Leipzig).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 66 Figuren im Text.

Vorwort.

Vor zwei Jahren machte mich Prof. CHUN auf die Lückenhaftigkeit unsres Wissens von der Fortpflanzung der Cephalopoden aufmerksam und schlug mir vor, die Bildung der Spermatophoren, jener seit NEEDHAM bekannten, komplizierten Samenmaschinen, an einem geeigneten Objekt zu verfolgen. Gleichzeitig wies er auf die mannigfachen Widersprüche hin, die sich in der Literatur über die Bildungsstätte der Spermatophoren, den männlichen Leitungsapparat, finden und die in der Beschreibung BROCKS von dem Geschlechtsapparat der *Ocythoë tuberculata* gipfeln.

In dem Bestreben, mich in den Gegenstand einzuarbeiten, und in der Hoffnung ein möglichst günstiges Objekt zur Lösung meiner eigentlichen Aufgabe ausfindig zu machen, untersuchte ich zunächst anatomisch eine Anzahl Formen, um mich zu orientieren. Es konnte indessen nicht ausbleiben, daß sich auch in der gröberen Anatomie Einzelheiten fanden, die in der Literatur entweder gar nicht oder unzutreffend zur Darstellung gebracht waren, und in dem Maße, wie sich aus der Vergleichung nahestehender Arten das Verständnis der aberranteren Formen ergab, überwog das Interesse an diesem, vorbereitenden Teil der Arbeit derart, daß ich mich, im Einverständnis mit Herrn Prof. CHUN, bewogen fühlte, meiner Darstellung der Spermatophorenbildung eine Übersicht über den Bau des männlichen Leitungsapparates der dibranchiaten Cephalopoden vorausgehen zu lassen.

Gleichzeitig stellte es sich heraus, daß auch Bau und Funktion der Spermatophore selbst lange nicht in dem Maße bekannt sind als es wünschenswert erscheint. Auch über diesen Gegenstand habe ich bei Gelegenheit meines Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel im Frühjahr 1906 einige Studien gemacht, deren Resultate hier nur insoweit kurz mitgeteilt werden sollen, als sie für das Verständnis der anatomischen Verhältnisse in Betracht kommen.

Da ich meiner Aufgabe zunächst durchaus als Anfänger gegenüber stand, so mögen die Mängel dieser Arbeit darin ihre Erklärung finden, daß ich sie nicht planmäßig begonnen habe, und erst allmählich die Wichtigkeit methodischen Fortschreitens erkannte. Wenn sich trotzdem Resultate von einigem Interesse ergaben, so verdanke ich sie vor allem dem Umstand, daß dieses so reichhaltige Gebiet bisher verhältnismäßig wenig durchforscht worden ist. Die Fortpflanzung der Cephalopoden bietet an interessanten Problemen die Hülle und Fülle. Es ist mein Wunsch, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Chun, der mich mit dem Gegenstand vertraut machte, der den Fortgang der Arbeit mit freundlichem Interesse verfolgte, und mir mit seinem Rat jeder Zeit zur Seite stand, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Einen großen Teil des reichen und wertvollen Materials zu dieser Untersuchung stellte mir Prof. Chun selbst in liberalster Weise zur Verfügung; zum andern Teil verdanke ich es der Zoologischen Station zu Neapel, wo ich auf Empfehlung von Prof. Chun in diesem Frühjahr einen Arbeitsplatz erhielt. Ich schätze mich glücklich, dem Leiter des berühmten Instituts, Herrn Geheimrat Dohrn, für sein freundliches Entgegenkommen bestens zu danken. Auch den übrigen Herrren der Station, Herrn Professor Mayer und Herrn Professor Eisig fühle ich mich zu großem Danke verpflichtet, vor allem auch Herrn Dr. Lo Bianco, der mich unermüdlich mit Material versorgte, und dessen reiche Erfahrungen mir sehr zu statten kamen.

Ferner möchte ich auch den Herren des Zoologischen Instituts in Leipzig, Herrn Professor Simroth, Herrn Professor zur Strassen und Herrn Professor Woltereck meinen Dank aussprechen, insbesondere war mir Herr Prof. zur Strassen ein unentbehrlicher Ratgeber.

Literarischer Überblick.

Unsre erste Kenntnis von den männlichen Geschlechtsorganen der Cephalopoden verdanken wir Swammerdam (1637—1685), der

in seiner »Biblia naturae« bereits recht gut erkennbare Abbildungen von den »Eingeweiden der spanischen See-Katze« gibt, und der auch die Spermatophoren beobachtet. Die lange Reihe der nun folgenden Arbeiten, die teils an die Spermatophore, teils an die Hectocotylisation anknüpfend, fragmentarische Beschreibungen der männlichen Leitungswege brachten, möchte ich hier übergehen, zumal da sie von BROCK[1] ausführlich besprochen sind.

Als grundlegend können nur die Arbeiten von CUVIER[2] und MILNE EDWARDS[3] angesehen werden. CUVIER erkannte zuerst, daß der Hoden der Cephalopoden mit dem Leitungsweg durch Vermittlung eines besonderen Hohlraums zusammenhängt. Auf seine genaue Beschreibung gehen die meisten der bisher gebräuchlichen Bezeichnungen für die Teile des Leitungsapparates zurück. MILNE EDWARDS gibt im Anschluß an seine Untersuchung der Spermatophore eine geradezu mustergültige Abbildung des männlichen Leitungsapparates von *Sepia officinalis*.

Gegenüber diesen beiden Arbeiten bedeutet die von DUVERNOY[4] keinen bedeutenden Fortschritt.

Die Untersuchungen von VOGT und VERANY über *Ocythoë*, so wie die von LEUCKART über *Sepiola* und *Ocythoë*, endlich die Notizen H. MÜLLERS über die männliche *Argonauta* werden im speziellen Teil dieser Arbeit berücksichtigt werden.

Der erste, der mit Erfolg eine zusammenfassende Darstellung der Geschlechtsorgane der Cephalopoden unternahm, war J. BROCK (1879). Seinem ersten Beitrag, in welchem er die Geschlechtsorgane von *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*, *Sepiola rondeletii*, *Eledone moschata* und von einer unbekannten *Octopus*-Art zur Darstellung bringt, verdanken wir eine relativ sehr genaue Kenntnis von dem Bau des männlichen Leitungsapparates. Wenn ich im folgenden manches von ihm Gesagte wiederhole, so geschieht es der Einheitlichkeit halber. Im einzelnen machte es sich oft nötig, kleine Irrtümer zu beseitigen und manches etwas zweckmäßiger darzustellen.

---

[1] J. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. I. Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1878.

[2] CUVIER, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.

[3] MILNE-EDWARDS, Sur les spermatophores des Céphalopodes. Ann. sc. nat. (2.) T. XVIII. 1842.

[4] DUVERNOY, Fragments sur les organes de génération de divers animaux. Mémoires de l'Académie des sciences. Tome XXIII. 1850.

Brock vertritt den durchaus richtigen Gedanken, daß der Leitungsapparat aller Cephalopoden nach einem einheitlichen Grundplan gebaut sei, und daß sich diese Einheitlichkeit bis in die histologische Beschaffenheit der Organe nachweisen lasse. Wie ich später noch eingehend zu begründen hoffe, scheint er darin etwas zu weit gegangen zu sein, daß er eine durchaus gleichartige histologische Beschaffenheit für alle Teile des Leitungsapparates annimmt, und wo er tatsächlich Unterschiede im Bau der Zellen fand, nur verschiedene Funktionsstadien erblickte.

Auch in dem im nächsten Jahre erschienenen »Versuch einer Phylogenie der Cephalopoden«[1] zeigt Brock ein bemerkenswertes Streben, eine einheitliche Anschauung der Cephalopodenanatomie zu ermöglichen.

Leider hielt sein zweiter Beitrag über die Geschlechtsorgane[2] nicht, was der erste versprochen hatte; er brachte neben ausgezeichneten Studien über *Rossia* eine Arbeit über den männlichen Leitungsapparat von *Ocythoë*, welche geeignet war, für lange Zeit wieder große Verwirrung in das halbgeklärte Gebiet zu bringen. Daß der schroffe Gegensatz, in dem nach Brock *Ocythoë* zu allen übrigen Formen stehen soll, überhaupt nicht vorhanden ist, wird sich im Verlaufe dieser Abhandlung ergeben.

Dazu kam die Arbeit von Reinhard und Prosch über den allerdings sehr aberranten *Cirroteuthis*[3]. (Obwohl ich keine Gelegenheit hatte, ihre Befunde nachzuprüfen, so scheint es mir nach den Ergebnissen meiner Untersuchung außer Zweifel zu stehen, daß auch diese Form nicht so abweichend ist, wie es bei oberflächlicher Betrachtung scheinen kann.)

Zerstörte man so die Einheitlichkeit in der Betrachtung des Dibranchiatenstammes, so fand man doch bei einer Untersuchung des *Nautilus pompilius*[4] in naiver Weise den gleichen Bau und die gleichen Organe des Leitungsapparates bei den Tetrabranchiaten auf. Obwohl ich *Nautilus* nicht selbst untersucht habe, glaube ich doch schon so viel sagen zu können, daß es ganz verfehlt sein muß, bei *Nautilus* etwa von einer »Needhamschen Tasche« sprechen zu wollen.

---

[1] J. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.

[2] Derselbe, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. II. Beitrag Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1886.

[3] Reinhard u. Prosch, Om Sciadephorus Mülleri. Kjöbenh. 1847.

[4] J. van der Hoeven, Beitrag zur Kenntnis von *Nautilus*. Amsterdam 1856.

Die vorliegende Arbeit will nicht im geringsten den Anspruch auf erschöpfende Darstellung machen. Wenn ich mir auch ihrer großen Lücken sehr wohl bewußt bin, übergebe ich sie der Öffentlichkeit schon jetzt, weil eine Tatsache nunmehr als sicher festgestellt betrachtet werden kann, daß nämlich der Leitungsapparat aller Dibranchiaten auf einem durchaus einheitlichen Bauplan beruht, und daß alle Abweichungen auf bestimmte Umbildungen dieses Bauplans zurückgeführt werden können.

Kurze Übersicht über Bau und Funktion der Spermatophoren. (Vorläufige Mitteilung.)

Da ich mich in der folgenden Darstellung häufig auf den Bau der Spermatophore beziehen und diesen bis zu einem gewissen Grade als bekannt vorraussetzen muß, wird es nicht unwillkommen sein, wenn ich eine ganz kurze Übersicht des darüber Bekannten vorausschicke, indem ich mir vorbehalte, die Resultate meiner Untersuchungen über diesen Gegenstand bei andrer Gelegenheit ausführlich darzulegen.

Die Spermatophoren der Cephalopoden (Fig. 1) bestehen aus zwei in einer gemeinsamen Hülle, dem Etui, eingeschlossenen Schläuchen, deren einer, mit Spermatozoen angefüllt, den eigentlichen Spermaschlauch darstellt, während der andre, spermafreie, als projektiler Schlauch bezeichnet wird. Beide hängen an ihrer Berührungsstelle miteinander zusammen. Der projektile Schlauch ist von geringerem Durchmesser als der Spermaschlauch und nur in der diesem benachbarten Partie etwas erweitert. Am entgegengesetzten, schmäleren Ende ist er mit dem Etui fest verbunden, so daß seine Wand sich in die des Etuis fortsetzt. Der Spermaschlauch steht mit dem Etui nirgends direkt, sondern nur durch Vermittlung des projektilen Schlauches in Verbindung. Die beiden Schläuche füllen das Etui nicht vollständig aus; sie bilden einen allseitig von Flüssigkeit umgebenen, ins Innere des Etui hineinhängenden Komplex, der nur mit dem einen Ende an der Etuiwand befestigt ist.

Das Etui ist ein lang-cylindrisches, allseitig geschlossenes, an beiden Enden abgerundetes Rohr von im Verhältnis zur Länge geringem Durchmesser, das in der den Spermaschlauch enthaltenden Hälfte ein gleichmäßiges Kaliber aufweist, während sich die andre Hälfte, entsprechend dem geringeren Durchmesser des projektilen Schlauches allmählich verjüngt. Der projektile Schlauch ist mit Flüssigkeit

gefüllt und am verjüngten Ende durch eine Art von Kappe verschlossen, die in einen langen dünnen Faden ausläuft. Mit Rücksicht auf die Funktion der Spermatophore bezeichnen wir dieses verjüngte Ende als oralen Pol, das entgegengesetzte, dickere als aboralen Pol.

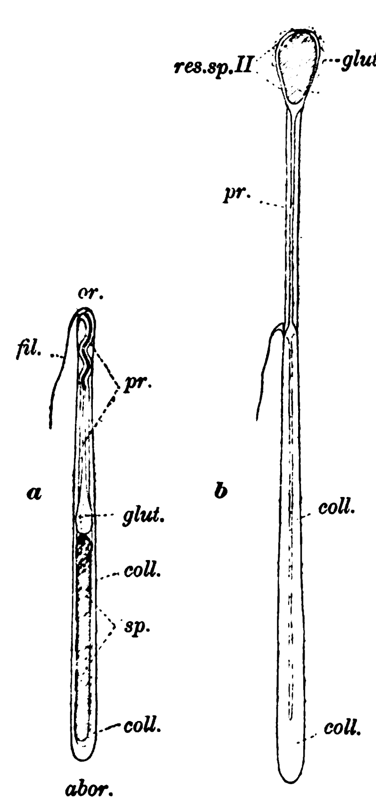


Fig. 1.
Schematische Darstellung der Spermatophore. *a*, vor der Explosion, *b*, explodiert. *or*, oraler Pol; *abor*, aboraler Pol; *sp*, Spermaschlauch; *pr*, projektiler Schlauch; *res.sp.II*, sekundäres Spermareservoir; *fil*, Endfaden; *glut*, klebrige Substanz; *coll*, quellende Substanz.

Auf die verschiedenen Schichten, aus denen sowohl die Wand des Etuis, als auch die des projektilen Schlauches zusammengesetzt ist, möchte ich hier nicht weiter eingehen. Ich verweise auf die ausführliche Beschreibung der Spermatophore von *Rossia* von E. RACOVITZA [1].

Das Wesentliche ist, daß einerseits die Elastizität, anderseits das Quellungsvermögen dieser Hüllen einen gewissen Überdruck im Innern der Spermatophore herbeiführen.

Lockert sich nun aus irgend einem Grunde die erwähnte Verschlußvorrichtung am oralen Ende, so erfolgt die Explosion der Spermatophore. Der projektile Schlauch stülpt sich wie ein Handschuhfinger nach außen um, den Spermaschlauch hinter sich herziehend. Der Inhalt des projektilen Schlauches wird ausgegossen, seine Innenwand kehrt sich nach außen. Konnte man vorher den Spermaschlauch gewissermaßen als äußeres Anhängsel des projektilen Schlauches betrachten, so kommt er jetzt in dessen Inneres zu liegen. Es entsteht so eine Art von sekundärem Spermareservoir, das sich nach der Explosion von dem leeren Etui ablöst. Je nachdem nun dieses Reservoir außen am weiblichen Körper angeheftet oder direkt in die Mündung des Oviducts eingeführt wird, finden sich im Bau und der Funktion der

[1] E. RACOVITZA, Notes des Biologie. II. Moeurs et fécondation de la *Rossia macrosoma*. Arch. de Zool. exper. (3.) T. II.

Spermatophore wesentliche Unterschiede. Im ersteren Falle, wie beispielsweise bei den Oegopsiden, wird nicht der ganze projektile Schlauch umgestülpt: sein hinterer Teil ist zu einem komplizierten Haftapparat ausgestaltet, dessen Wirksamkeit noch durch klebrige Substanzen gesteigert wird. Bei andern Decapoden sind die mechanischen Haftapparate weniger stark ausgebildet, und die Befestigung des Spermareservoirs wird nur durch Klebstoffe bewirkt.

Aus dem bei den Decapoden bald an der Buccalmembran, bald im Inneren des Mantels angehefteten und oft tief in die Haut eingebohrten Spermabehälter treten die Spermatozoen langsam und allmählich aus. Die Befruchtung scheint in diesen Fällen eine rein äußere zu sein. Bei den Octopoden wird die Spermatophore direkt in den vorderen Teil des Oviducts eingeführt, wo sich die Wand des sekundären Spermareservoirs rasch auflöst. Die Befruchtung ist damit zu einer inneren geworden.

Das Gesagte mag zur Einführung genügen. Es sei nur noch hinzugefügt, daß die Spermatophoren ein vorzügliches Kriterium für die Bestimmung der Arten geben. Wie der Bau des projektilen Schlauches, so kann auch der des Spermaschlauches recht verschieden sein, ich erinnere nur daran, daß der letztere bei den Octopoden sehr lang und im Inneren des Etuis zu einer engen Spirale zusammengeschoben ist, ein Verhalten, das für das Verständnis der angeblich so gänzlich abweichenden Spermatophore von *Ocythoë* von Wichtigkeit sein wird.

Da ich über Bau und Funktion der Spermatophore eingehende Untersuchungen begonnen, aber noch nicht zum Abschluß gebracht habe, so mußte ich mich an dieser Stelle mit einigen Andeutungen begnügen. Sicher glaube ich vor allem behaupten zu können, daß die Explosion sich nicht bei allen Arten in der von RACOVITZA bei *Rossia* beschriebenen Weise abspielt, und daß, was den Mechanismus der Explosion anbetrifft, auch in RACOVITZAS sonst vorzüglicher Darstellung noch einige Unklarkeiten geblieben sind.

Es würde zu weit führen, wollte ich auch an die Umbildungen der weiblichen Wege im Anschluß an die veränderte Befruchtungsweise erinnern, oder die so verschiedenartige Ausbildung der Hectocotylisation unter diesem Gesichtspunkt durchsprechen. Ich wende mich nun zu dem eigentlichen Gegenstand dieser Abhandlung, dem männlichen Leitungsapparat.

Der männliche Leitungsapparat.

I. Allgemeine Einleitung.

1. Die Lagebeziehungen des Leitungsapparates zu den übrigen Organen.

Der männliche Leitungsapparat der dibranchiaten Cephalopoden steht bekanntlich nicht direkt mit den Hoden in Verbindung. Der Hoden liegt im Fundus des Eingeweidesackes in einem Hohlraum, der einen Teil der Visceropericardialhöhle repräsentiert. Als Visceropericardialhöhle oder sekundäre Leibeshöhle (im Gegensatz zur Furchungshöhle) bezeichnet man ein System von Hohlräumen, dem einerseits die Nephridien und das Pericard, anderseits die Gonadenhöhle angehören, das sich mehr oder weniger deutlich bei allen Mollusken nachweisen läßt und das dem Cölom der Anneliden homolog zu sein scheint. Bei den Cephalopoden hat sich der Nephridialteil zu den beiden Harnsäcken entwickelt, der Pericardialteil ist in Beziehung zum Kiemenherz getreten; der dritte Cölomabschnitt enthält die Geschlechtsdrüse. Die Harnsäcke münden auf den Ureterpapillen in die Mantelhöhle und stehen durch die sog. inneren Nierenöffnungen mit dem Pericardialteil in Verbindung. Der letztere stellt bei den Decapoden einen verhältnismäßig weiten Raum dar, der breit mit der Gonadenhöhle kommuniziert. Bei den Octopoden hat er eine bedeutende Reduktion erfahren und bildet hier das System der Wasserkanäle, die jederseits von der Niere nach dem Kiemenherzanhang und von diesem zur Gonadenhöhle verlaufen.

Dementsprechend finden wir den Hoden bei den Decapoden in einem weiten Hohlraum, in den auch das Herz und Teile des Verdauungsapparates bruchsackartig hineinhängen, während wir bei den Octopoden von einer geschlossenen Hodenkapsel reden können, deren Zusammenhang mit den Harnsäcken nur noch durch die Wasserkanäle gewahrt bleibt. Diese stellen also eine Verbindung der Gonadenhöhle mit der Mantelhöhle dar. Während nun bei vielen andern Mollusken dieser Weg zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte benutzt wird, ist das bei den Cephalopoden nie der Fall.

Bei allen Cephalopoden ist ein gesonderter Leitungsweg vorhanden; es existiert also eine zweite Verbindung zwischen Gonadenhöhle und Mantelhöhle, deren ausschließliche Funktion die Ausleitung

der Geschlechtsprodukte geworden ist. Es ist aus verschiedenen Gründen in hohem Maße wahrscheinlich, daß dieser Leitungsweg durch Abspaltung aus dem Cölom hervorgegangen ist.

Entsprechend der paarigen Entwicklung der Harnsäcke und der Wasserkanäle scheint Duplizität der Leitungswege das ursprüng-

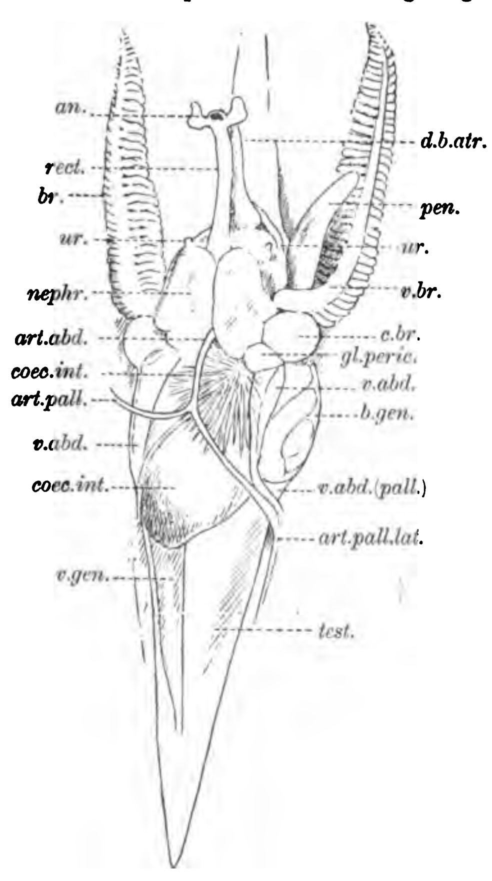


Fig. 2.
Situs des Leitungsapparates von *Loligo marmorae*. Die Buchstabenbezeichnung sämtlicher Figuren befindet sich am Ende dieser Arbeit.

liche Verhalten zu sein. In der Tat sind sie im weiblichen Geschlecht bei vielen Oegopsiden und allen Octopoden außer den Cirroteuthiden paarig.

Im männlichen Geschlecht finden wir bei allen bisher untersuchten Formen, mit der einzigen Ausnahme von *Calliteuthis*[1], welche

[1] CHUN, Zool. Anz. Nr. 25, März 1906. Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden.

paarige Leitungswege besitzt, nur einen, und zwar den linken ausgebildet.

Um jedes Mißverständnis zu vermeiden, gebe ich an dieser Stelle eine kurze Erläuterung der in dieser Arbeit angewandten Orientierung.

Die Seite des Cephalopoden, auf welcher sich der Trichter befindet, ist als Ventral-(Trichter-)seite, die entgegengesetzte als Dorsal-(Schalen-)seite, der Kopf mit den Fangarmen als Vorderende, die Spitze des Mantels als Hinterende bezeichnet. Orientiert man das Tier so, daß das Vorderende nach oben gerichtet und die Ventralseite dem Beschauer zugewendet ist, so bezeichnet man alles, was für den Beschauer rechts von der Medianlinie liegt, als linke Seite, die entgegengesetzte als rechte Seite des Tieres. Die Bezeichnungen »oben« und »unten« sind ohne Rücksicht auf diese Orientierung auf die Lagebeziehungen einzelner Organe angewandt worden, je nachdem diese für den Beschauer oberflächlich gelegen oder mehr oder weniger von andern verdeckt sind. Diese Ausdrücke sind, wo Mißverständnisse entstehen könnten, durch »ventral« und »dorsal« ersetzt.

Bei allen geschlechtsreifen männlichen Dibranchiaten liegt der einzige Leitungsweg ungefähr in der Höhe der linken Kieme dem übrigen Eingeweidesack meist oberflächlich angelagert. Er scheint ventral angelegt zu werden, liegt aber bei allen ausgebildeten Tieren wenigstens teilweise dorsal von den Kiemengefäßen. Je nachdem die Gonadenhöhle sehr geräumig, oder zu einer Kapsel reduziert ist, und je nachdem das Tier gestreckt oder gedrungen ist, liegt der Leitungsapparat in größerer oder geringerer Entfernung von den Hoden. Seine Mündung liegt stets vor den Kiemengefäßen.

Um eine weitläufige Beschreibung der Lagebeziehungen zu den übrigen Organen zu vermeiden, verweise ich auf das Übersichtsbild (Fig. 2).

2. Die einzelnen Teile des Leitungsapparates und ihre Lagebeziehung zueinander.

Bei denjenigen Mollusken, bei welchen wir eine direkte Ausleitung durch ein funktionierendes Organ, z. B. die Niere, finden, fehlen regelmäßig jene komplizierten Differenzierungen, die eine sehr häufige Begleiterscheinung der gesonderten Leitungswege bilden.

So haben wir denn auch bei den Cephalopoden eine weitgehende Differenzierung festzustellen. Wir unterscheiden an dem Leitungs-

apparat der Dibranchiaten seit CUVIER ein von der Hodenkapsel abgehendes Vas deferens im engeren Sinne, eine darauffolgende drüsige Erweiterung als »Vesicula seminalis«, ferner eine distal von der letzteren seitlich einmündende große accessorische Drüse als »Prostata«, und endlich das den Endabschnitt bildende Spermatophorenreservoir als NEEDHAMsche Tasche. BROCK erweiterte die Nomenklatur dadurch, daß er den zwischen NEEDHAMscher Tasche und Prostata sich einschaltenden Teil des Leitungsweges als »Vas efferens«, und den diesen konstant aufsitzenden Blindsack als (Prostata-) Blindsack benannte. Da diese Bezeichnungen, zum Teil der menschlichen Anatomie entnommen, nur Verlegenheitsnamen darstellen, die ohne Beziehung zu der eigentlichen Funktion der Organe vorläufig angewendet wurden, möchte ich sie in dieser Arbeit durch etwas sinngemäßere Ausdrücke ersetzen. Ich bezeichne den gesamten Leitungsapparat als Vas deferens im weiteren Sinne. Den Ausdruck »Vas efferens«, der im allgemeinen nur für direkte Ausführungswege (Sammelkanäle) des Hodens angewendet werden sollte, werde ich vollständig ausschalten und nur von einem proximalen und distalen Teil des Vas deferens sprechen. Den sogenannten Prostatablindsack werde ich als Blindsack (Appendix) des distalen Vas deferens, die Vesicula seminalis mit Rücksicht auf ihre Funktion als Spermatophorendrüse, die Prostata als Rangierdrüse oder einfach als accessorische Drüse bezeichnen. Den Ausdruck »Spermatophorensack« werde ich, um Verwechslungen nicht homologer Teile zu vermeiden, nicht anwenden. Den distalen Teil des Vas deferens nenne ich mit MILNE EDWARDS NEEDHAMsche Tasche, den in die Mantelhöhle vorragenden Teil der letzteren bezeichne ich, soweit er deutlich abgesetzt ist, als Penis und seine Erweiterungen, wo solche vorliegen, als Penisdivertikel. Alle diese Teile liegen mehr oder weniger nahe beieinander und verdecken sich zum Teil gegenseitig; sie bilden insgesamt das Paket des Leitungsapparates.

Es soll in dieser Arbeit lediglich eine Schilderung der anatomischen Verhältnisse gegeben werden. Die mikroskopische Untersuchung ist nur da zu Rate gezogen worden, wo sie zum Verständnis der Anatomie notwendig war. Die gesamte Histologie, sowie die Innervierung und Vascularisierung des Leitungsapparates soll im Anschluß an die Genese der Spermatophoren zur Darstellung gelangen. Der eingehenden Beschreibung der einzelnen Formen sei eine kurze Orientierung über den Bau des Leitungsapparates im allgemeinen vorausgeschickt.

Ich möchte dieser allgemeinen Besprechung den Leitungsapparat eines Decapoden zugrunde legen, da der Typus sich bei diesen reiner erhalten hat.

Wie bereits erwähnt, lassen sich verschiedene Teile unterscheiden. Das Vas deferens im weiteren Sinne wird durch die in seinem Verlauf eingeschaltete Spermatophorendrüse in zwei ungleiche Abschnitte geteilt. Der proximale Abschnitt ist der längere. Er entspringt an der Wand der Gonadenhöhle, hat einen in der Regel mannigfach gewundenen und geschlängelten Verlauf und erweitert sich schließlich zu der in mehreren dicken Windungen auf der Oberseite (Ventralseite) des Paketes liegenden Spermatophorendrüse. Diese stellt nichts andres dar als einen in der direkten Fortsetzung des proximalen Vas deferens gelegenen, durch Verdickung der Wände und drüsige Ausgestaltung modifizierten Abschnitt des Vas deferens. Diese Drüse ist die eigentliche Bildungsstätte der Spermatophore. Wie CHUN mitteilt[1], läßt sich BROCKS erster Abschnitt in zwei weitere zerlegen, deren Verschiedenheit zumal bei Oegopsiden sehr auffällig ist. Wir hätten also an der Spermatophorendrüse im ganzen drei histologisch verschiedene Abschnitte zu unterscheiden. Die Windungen der ganzen Drüse beschreiben eine fast stets oberflächlich liegende S-förmige Figur, an der man einen gewissen Anhaltspunkt für die Trennung der Abschnitte hat, wenn die Gliederung sonst nicht sehr deutlich markiert ist. CHUN trennt bei Ögopsiden den dritten Abschnitt wieder in drei Unterabschnitte. Allerdings ist das hintere Drittel bei den Oegopsiden und Myopsiden im Gegensatz zu der vorderen Partie bauchig erweitert, aber diese Differenzierung fehlt der ganzen Octopodengruppe vollständig und ist auch bei den Myopsiden nicht sehr ausgeprägt. Der dritte Unterabschnitt endlich ist nicht nur histologisch, sondern auch genetisch nicht zur Spermatophorendrüse gehörig; ich möchte ihn als Ausführgang bezeichnen. Er stellt die Fortsetzung des Vas deferens dar und geht an der Stelle ab, wo die Differenzierung der Spermatophorendrüse aufhört. Dementsprechend hat er einen bedeutend geringeren Querschnitt und verläuft überdies in einer andern Richtung wie der dritte Abschnitt der Drüse.

Dieser Ausführgang tritt nun in Verbindung mit einer auf der linken Seite des Paketes liegenden großen accessorischen Drüse, ohne daß es immer leicht zu entscheiden wäre, ob eigentlich die Drüse in den Leitungsweg oder der Leitungsweg in die

[1] CHUN, Zool. Anz. Nr. 19, 20 (März 1905).



Drüse mündet. Bei den Octopoden ist das letztere evident, bei den Decapoden hat man oft den Eindruck des Gegenteils, zumal dann, wenn die Drüse einen besonderen Ausführgang besitzt. Funktionell herrscht indessen vollständige Übereinstimmung, und es ergibt sich, daß tatsächlich stets der Kanal in die Drüse einmündet und sie wieder verläßt, nur daß Mündungs- und Austrittsstelle völlig zusammenfallen können. Nach dem Verlassen der accessorischen Drüse mündet der Kanal indessen sogleich in ein zweites accessorisches Organ, das, im vorderen Teil des Pakets gelegen, einen kleinen spitzen Blindsack darstellt, der mit Unrecht für histologisch mit der accessorischen Drüse gleichartig gehalten und als »zweite Prostata« bezeichnet worden ist[1]. Aus diesem Blindsack geht der distale Teil des Vas deferens ab, und verläuft auf der Dorsalseite des Pakets nach hinten, um schließlich in die NEEDHAMsche Tasche, das Reservoir für die gebildeten Spermatophoren, einzumünden. Die NEEDHAMsche Tasche ist ein großes, meist an der linken Seite des Pakets gelegenes, im einfachsten Falle schlauch- bis flaschenförmiges Organ. Sie empfängt das Vas deferens am hinteren Ende und mündet vorn in die Mantelhöhle.

Der proximale Abschnitt des Vas deferens enthält nie Spermatophoren, sondern nur zusammengeballte Spermamassen. Er ist, abgesehen von einer Erweiterung des Anfangsteils, die bisweilen eintritt, in seiner ganzen Länge von gleichmäßigem Kaliber. Seine einzige Differenzierung besteht in mehr oder weniger ausgesprochenen Längsfalten, die sich auch sekundär verzweigen und ein regelmäßiges Faltensystem bilden können. Die ganze innere Oberfläche ist mit einem flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet, das sich übrigens im ganzen Leitungsweg nachweisen läßt, aber im wesentlichen nur da recht zur Geltung kommt, wo es nicht durch sonstige histologische Differenzierungen verdrängt worden ist. Auf die Epithelschicht folgt eine Lage von Muskelfasern, und auf diese das ebenfalls alle Teile des Leitungsapparates umscheidende Bindegewebe.

Der Übergang vom Vas deferens zum ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse ist insofern ein plötzlicher, als nunmehr eine gewaltige Vergrößerung der ins Lumen ragenden Falten eintritt, infolge deren der erste Abschnitt das Vas deferens um ein Vielfaches an Dicke übertrifft. Indessen läßt sich stets zeigen, daß der scheinbare Ort der Einmündung es in Wirklichkeit nicht ist. Das Vas

---

[1] LEUCKART, DUVERNOY.

deferens legt sich eng der Wand des ersten Abschnitts an, biegt dann um und läßt sich noch eine Strecke weit ins Innere verfolgen, um dort in den Kanal überzugehen, der als Fortsetzung des Leitungsweges die ganze Spermatophorendrüse durchzieht. Der zweite Abschnitt unterscheidet sich von dem ersten dadurch, daß seine Wand in Gestalt eines breiten, auf dem Querschnitt fächerförmig bis plumpkeilförmigen, nach einer Seite übergeneigten, Wulstes in das Lumen vorspringt. Sowohl dieser Wulst wie die gegenüberliegende Wand sind in der Regel mit zahlreichen Falten ausgestattet[1]. Das zwischen diese Falten eingeschlossene Drüsenlumen steht mit dem Lumen des ersten Abschnittes nicht in direktem Zusammenhang, sondern nur durch Vermittlung des Leitungskanals, der, peripher gelegen, gerade unter dem Wulst in den zweiten Abschnitt mündet. Der Leitungsweg bleibt also im zweiten Abschnitt durch den Wulst von dem eigentlichen Lumen getrennt, kommuniziert aber mit ihm durch eine seitliche Spalte. Er bildet also eine auf der einen Seite des Wulstes, von diesem überdacht verlaufende Rinne. Nur hier finden wir das flimmernde Cylinderepithel, das wir im proximalen Vas deferens kennen lernten. Die ganzen umliegenden Wände mit ihren Falten, sowie die Oberfläche des Wulstes, sind mit Drüsenepithel ausgekleidet. Über den feineren Bau der Abschnitte und die Histologie soll in einer besonderen Abhandlung berichtet werden. Der dritte Abschnitt kennzeichnet sich dadurch, daß der Wulst nicht nur beibehalten, sondern noch vergrößert ist, während die ganzen Faltenbildungen unterblieben sind und einem enorm verdickten Drüsenepithel von ganz anderm Habitus Platz gemacht haben. Auch hier zieht der Leitungsweg in Gestalt einer flimmernden Rinne an der einen Seite des Wulstes entlang. Diese Rinne kann sekundär durch schneckenförmige Einrollung des Wulstes ins Innere verlagert werden. Stets läßt sich das umgebende Bindegewebe in den Wulst hinein verfolgen. Ontogenetisch kann man sich einen derartigen Wulst durch Einwucherung des Bindegewebes entstanden denken.

Der dritte Abschnitt hört ziemlich plötzlich auf, indem er in den gewöhnlich nach hinten umbiegenden, sehr viel dünneren Ausführgang übergeht. Dieser zeigt keine Spur mehr von dem Wulst und den drüsigen Epithelien, sondern wieder das cylindrische Flimmerepithel des eigentlichen Leitungsweges.

[1] Man findet auch im ersten Abschnitt bei Decapoden an der dem Wulst entsprechenden Stelle eine Verdickung der Wand mit stärkerer Faltenbildung, aber nie deutlicher Einrollung oder Keilform.

Die accessorische Drüse kann ziemlich verschieden gebaut sein, bald sackförmig, bald lang-schlauchförmig auftreten, sie kann endlich unvermittelt einmünden oder auch einen längeren Ausführgang besitzen. Spuren eines Flimmerepithels sind im Inneren oft noch nachweisbar; im großen und ganzen ist es von einschichtig liegenden, großen Drüsenzellen verdrängt worden, die das ganze Innere und auch die oft vorhandenen Falten auskleiden.

Der Blindsack des distalen Vas deferens zeigt keine Spur von den erwähnten Drüsenzellen, sondern nur Flimmerepithel, in das einzelne helle Schleimzellen eingestreut sind. Er stimmt histologisch mit dem distalen Vas deferens vollkommen überein und scheint eine Aussackung desselben darzustellen. Die NEEDHAMsche Tasche ist gewöhnlich mehr oder weniger deutlich spiralig gedreht. Sie besitzt einen Wulst, der mit dieser spiraligen Drehung im Zusammenhang steht, meist eine große Zahl niedriger Längsfalten und eine Epithelauskleidung von niedrigen Flimmerzellen, die indessen oft die Flimmern verlieren. Ihr hinterer Abschnitt ist immer mehr oder weniger mit dem an ihr entlang ziehenden distalen Vas deferens verschmolzen, indessen scheint es, daß dieses ursprünglich am untersten Ende einmündete. Die NEEDHAMsche Tasche kann als eine Erweiterung des distalen Vas deferens betrachtet werden.

Diese Übersicht mag zur Einführung in den Bau des Leitungsapparates genügen. Es finden sich im einzelnen, zumal in der Octopodengruppe, zahlreiche Abweichungen von dem aufgestellten Schema, die bei der Beschreibung der einzelnen Arten zur Sprache kommen sollen. Es sind im wesentlichen Rückbildungserscheinungen, teilweise aber auch Weiterbildungen. Hier sei nur hervorgehoben, daß bei den Octopoden das distale Ende der NEEDHAMschen Tasche regelmäßig zu einem sogenannten Penis umgebildet und durch stärkere Ausbildung der Muskulatur zur Austreibung der Spermatophoren geeignet geworden ist.

Die Bildung der Spermatophoren erfolgt, wie schon erwähnt, in der Spermatophorendrüse, in deren verschiedenen Abschnitten sie sich mehr oder weniger weit entwickelt vorfinden. Nachdem die Spermatophore, die in der flimmernden Rinne unter beständiger Drehung langsam vorrückt, im dritten Abschnitt ihre äußere Hülle erhalten hat, ist sie bei Decapoden im wesentlichen fertig.

Meine Untersuchungen über die Spermatophorenentwicklung haben mich überzeugt, daß die Spermatophorendrüse keineswegs, wie bisher angenommen wurde, der einzige Ort für die Bildung der Sperma-

tophore ist, und daß bei den Octopoden auch das distale Vas deferens und die NEEDHAMsche Tasche für diese Funktion in Anspruch genommen ist.

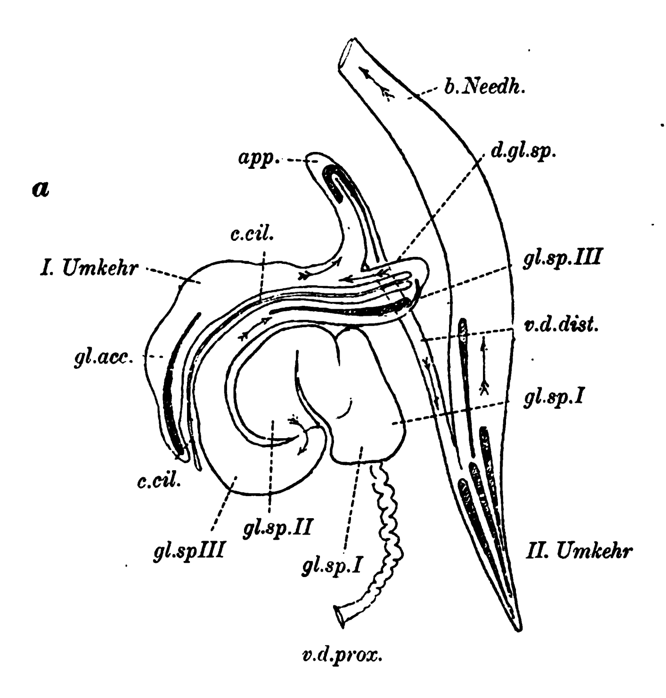
Es ist von Interesse den Weg der Spermatophore von ihrer Bildungsstätte bis an ihren Bestimmuugsort zu verfolgen (Fig. 3). CHUN machte bereits die Beobachtung, daß die Spermatophore im dritten Abschnitt mit dem aboralen Pol, im distalen Vas deferens aber mit dem oralen Pol voran gerichtet liegt. Er schloß daraus, daß der oben erwähnte Blindsack im distalen Vas deferens die Rolle einer Umkehrstation spiele. Es stellte sich indessen, wie ich bereits in einer vorläufigen Mitteilung[1] auseinandergesetzt habe, heraus, daß die Struktur dieses Blindsackes einen derartigen Umkehrvorgang unmöglich macht. Er besteht lediglich aus einem nur unvollkommen verschmolzenen Knick des distalen Vas deferens und läßt stets einen aufsteigenden und einen absteigenden Schenkel unterscheiden. Überdies konnte man an mehreren Präparaten zeigen, daß die Spermatophoren diesen Blindsack, ohne umzukehren, aber mit dem oralen Pol voran, passierten. Die Umkehr tritt demnach ein, ehe die Spermatophore in den Blindsack eintritt. Der Ort der Umkehr ist die accessorische Drüse, für die ich aus diesem Grunde den Namen Rangierdrüse vorschlagen möchte. In der Tat fand ich bei mehreren Arten Spermatophoren in dieser Drüse, mit dem aboralen Pol dem blinden Ende zu gerichtet. In einem Falle lag eine der sehr langen Spermatophoren von *Octopus defilippii* mit dem aboralen Pol noch in der Drüse, während das orale Ende schon im absteigenden Schenkel des Blindsackes angekommen war. Die Tatsache der Umkehr ist somit über jeden Zweifel erhaben, und Beobachtungen am lebenden Tier brachten vollste Bestätigung.

Die Spermatophore tritt mit dem aboralen Pol voran in die accessorische Drüse hinein, um sie mit dem oralen Pol voran wieder zu verlassen und in den aufsteigenden Schenkel des Blindsackes zu rücken. So durchgleitet sie allmählich das ganze distale Vas deferens und gelangt endlich, immer noch mit dem oralen Pol voran, in die NEEDHAMsche Tasche.

Indessen lehrt ein Blick auf den Inhalt der NEEDHAMschen Tasche, daß alle hier aufbewahrten Spermatophoren mit den aboralen Enden distalwärts gerichtet sind. Es muß also an der Einmündungsstelle in die NEEDHAMsche Tasche eine zweite Umkehrstation liegen.

[1] MARCHAND, Zool. Anz. Nr. 25 (März 1906).





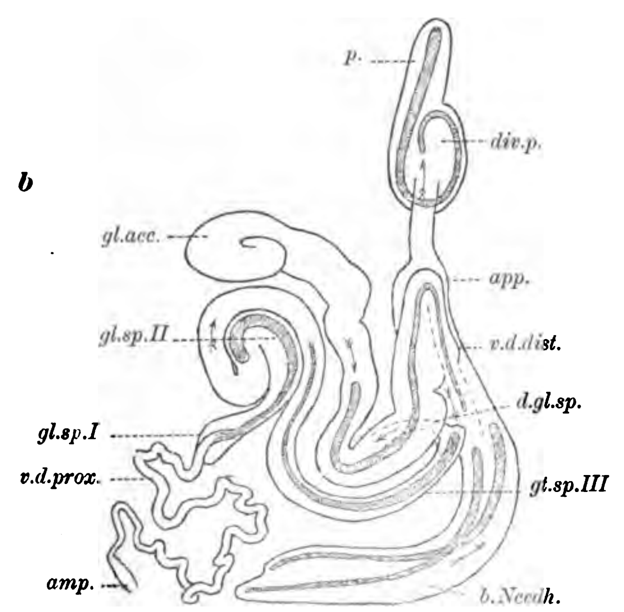


Fig. 3.

Schematische Darstellung des Weges der Spermatophore. *a*, **bei einem Oegopsiden,** *b*, **bei einem Octopoden.**

Und diese besteht in der erwähnten, teilweisen Verschmelzung des Vas deferens mit dem Fundus der NEEDHAMschen Tasche, welche es möglich macht, daß die Spermatophoren wie durch einen seitlichen Schlitz des Kanals in die NEEDHAMsche Tasche gleiten können, wo sie dann, alle parallel nebeneinander liegend, allmählich weiter geschoben werden. Daher die auffallende Zuspitzung des Fundus der NEEDHAMschen Tasche in vielen Fällen, die ein Herumwandern der Spermatophoren offenbar ausschließt. Sobald die Spermatophore mit dem oralen Ende in diesem zugespitzten Fundus angekommen ist, kann sie nicht mehr weiterrücken. Sie wird aber durch die nächste auf dem gleichen Wege eintretende Spermatophore nach der Seite gedrängt und genötigt durch den Schlitz ins Innere der NEEDHAMschen Tasche hinein auszuweichen.

Ich habe mich bemüht, nach einem Zweck dieser doppelten Umkehr zu suchen, und glaubte anfangs ihn darin gefunden zu haben, daß, wie es scheint, gewisse Teile der Spermatophore erst im Anschluß an die zweite Umkehr gebildet werden können. Indessen werde ich am Schlusse dieser Abhandlung den Versuch machen, diese doppelte Umkehr genetisch zu erklären und nachzuweisen, daß sie zwar an sich nicht notwendig, aber in gewisser Hinsicht die Bedingung für die Ausbildung polarisierter Spermatophoren war.

Es wurde schon erwähnt, daß der Leitungsapparat mehr oder weniger das Aussehen eines Pakets hat, indem die Teile sich aneinander legen. Durch Aneinanderrücken kann schließlich auch die Hodenkapsel mit dem Leitungsweg zu einem einzigen Paket verbunden werden, das von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben ist.

Die Spermatophorendrüse steht mit der accessorischen Rangierdrüse und dem Blindsack insofern in näherer Beziehung, als alle drei Organe noch in einem besonderen Hohlraum eingeschlossen sind, den BROCK fälschlich als ein abgeschnürtes Divertikel des Cöloms ansah, der aber, wie CHUN nachgewiesen hat[1], eine bei *Illex* noch nach außen offenstehende ectodermale Tasche darstellt. CHUN führte anstatt des irreführenden Namens »Bauchfelltasche« den Ausdruck Genitaltasche ein. Die genannten Organe hängen ventralwärts bruchsackartig in diese Tasche hinein, immer durch eine Art von Mesenterium an ihrer dorsalen Wand befestigt. Es ist klar, daß die

[1] CHUN, Die morphologische Bedeutung der die Geschlechtswege umgebenden »Bauchfelltasche« bei Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXVIII. Nr. 19, 20. 1905.

peristaltischen Bewegungen aller dieser Teile dadurch erleichtert werden, daß sie frei in einen Hohlraum hineinragen.

Eine höchst merkwürdige Erscheinung, auf die bereits Brock aufmerksam gemacht hat, ist nun die, daß eine direkte Verbindung zwischen dem Leitungsweg und dieser Tasche existiert. Am distalen Ende der Spermatophorendrüse geht neben dem Ausführgang dieser Drüse ein feiner Kanal ab, der zwischen dem dritten Abschnitt und der accessorischen Drüse hindurchgeht und mit einer Erweiterung, die von Chun als »Flimmertrichter« bezeichnet wird, in die Genitaltasche mündet. Chun beschreibt den Kanal genauer und weist ihn bei einer Anzahl von Oegopsiden nach, während er bisher nur bei *Sepia* bekannt war[1]. Er ist in seiner ganzen Länge mit Flimmerepithel ausgekleidet, das, wie ich in Neapel feststellen konnte, in der Richtung aut die Genitaltasche zu schlägt. Ob dieser Kanal, den ich stets leer gefunden habe, irgend welche funktionelle Bedeutung besitzt, vermag ich nicht zu entscheiden. Brock vermutet, daß er zur Beseitigung abortiver Spermatozoen dienen könnte. Da er den Octopoden vollständig fehlt, so vermute ich, daß er seine funktionelle Bedeutung längst verloren hat und als rudimentäres Organ betrachtet werden muß.

Die überraschenden Ergebnisse, zu denen ich durch meine Untersuchung gelangte, warfen auch einiges Licht auf die Bedeutung dieses rätselhaften Kanals, wie am Schlusse dieser Arbeit ausgeführt werden soll.

II. Spezieller Teil.

Der anatomische Bau des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten.

Ich wende mich nun zu einer kurzen Besprechung der Anatomie des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten. Indem ich auf die Abbildungen verweise, möchte ich mich in der Beschreibung möglichst kurz fassen, und nur die Punkte hervorheben, deren Aufklärung für die vergleichend-anatomische Betrachtungsweise von Interesse sind.

Der herrschenden Anschauung entsprechend, nach der die Oegopsiden als die niedrigststehenden Dibranchiaten aufzufassen sind, beginne ich mit diesen, lasse sodann die Myopsiden und auf diese die Octopoden folgen.

[1] Chun, Über einen unbekannt gebliebenen Flimmertrichter bei Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXVIII. Nr. 19, 20.

a. Oegopsiden.

Die Oegopsiden sind es vor allem, welchen CHUN seine Aufmerksamkeit zugewandt hatte, und deren Studium ihn veranlaßte, diese Verhältnisse genauer untersuchen zu lassen. CHUN publizierte bereits eine kurze Beschreibung der Leitungsapparate von *Pterygioteuthis* und *Abraliopsis*[1].

Ich habe dieser Beschreibung nur wenig hinzuzufügen, möchte sie indessen der Vollständigkeit halber kurz wiederholen. Wir haben bei beiden, sich offenbar sehr nahestehenden Gattungen ein ziemlich kurzes, in deutlichen Schlangenlinien gebogenes Vas deferens, das an dem ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse erst entlang läuft, ehe es in sie einmündet. Die Spermatophorendrüse ist sehr ansehnlich entwickelt, die drei Abschnitte sehr scharf gesondert, der erste namentlich bei *Pterygioteuthis* sehr groß, auch bei *Abraliopsis* noch eben so groß wie der zweite. Beide sind durch Faltenbildung differenziert. Der dritte Abschnitt ist glatt und distalwärts verjüngt. Er umkreist die beiden andern und mündet dann, indem er sich plötzlich verschmälert, in das distale Vas deferens oder besser gesagt in die accessorische Drüse. Diese ist länglich-schlauchförmig, an der Innenwand mit Längsfalten ausgestattet. Der Blindsack des distalen Vas deferens erwies sich auch bei diesen beiden Arten bei genauerer Untersuchung als aus zwei durch ein Septum getrennten Räumen bestehend, die in seiner Spitze kommunizieren (vgl. Fig. 4). In dem von *Pterygioteuthis* befand sich eine Spermatophore, welche, den oralen Teil voran gerichtet, die Schleife passierte. Es konnte somit kein Zweifel sein, daß auch bei diesen Arten sich die Wanderung der Spermatophoren in der von mir für die übrigen Formen festgestellten Weise vollzieht. Auch die Einmündungsweise des distalen Vas deferens

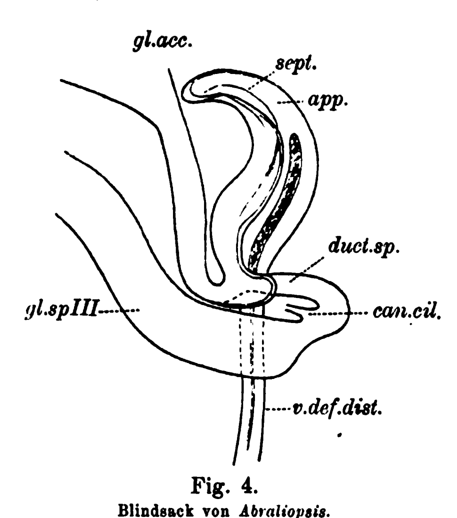


Fig. 4.
Blindsack von *Abraliopsis*.

[1] Cit. S. 29.

ist die für die übrigen Arten geltende: Die Spermatophoren gelangen mit dem oralen Pol voran durch das Vas deferens von oben her zunächst in den spitz ausgezogenen Fundus der NEEDHAMschen Tasche, wo sie alsdann genügend Spielraum finden, um seitlich auszuweichen und allmählich, wenn ihrer mehr geworden sind, nun mit dem aboralen Pol nach vorn, nach der Mündung zu aufwärts geschoben zu werden.

Auf Schnitten[1] zeigte es sich, daß der absteigende Ast des Blindsackes nach hinten ein leicht geschlängeltes Divertikel von nicht

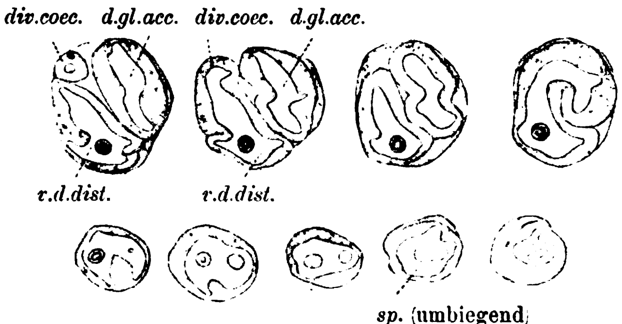


Fig. 5.
Schnittreihe durch den Blindsack von *Pterygioteuthis*.

bedeutender Länge entsendet, vermutlich ein rudimentäres Gebilde, auf das ich im Schlußkapitel noch zurückkommen werde.

Um hier mit einigen Worten auf den vor kurzem von CHUN beschriebenen[2] Leitungsapparat von *Calliteuthis* einzugehen, so ist er abgesehen von seiner paarigen Ausbildung durch den Bau der Spermatophorendrüse interessant. Der gewaltige erste Abschnitt übertrifft an Masse die beiden andern beträchtlich. Der zweite Abschnitt ist verhältnismäßig klein und läßt den sehr schön S-förmig gekrümmten Leitungsweg durchschimmern. Der dritte Abschnitt ist auf beiden Seiten ziemlich verschieden und unregelmäßig ausgebildet. Überhaupt wird die auffällige Asymmetrie beider Seiten von CHUN hervorgehoben. Der Ausführgang der Spermatophorendrüse zieht merkwürdigerweise gerade nach vorn, also in entgegengesetzter Richtung wie bei den übrigen Dibranchiaten. Es scheint, daß sich dieses Verhalten darauf zurückführen läßt, daß die accessorische

[1] Von *Pterygioteuthis*, die mir Prof. CHUN zur Verfügung stellte.

[2] CHUN, Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz. 1906. Nr. 25.

Drüse infolge des durch die doppelte Ausbildung des Leitungsweges bedingten Platzmangels nach vorn verlagert worden ist, worauf auch der Verlauf der sonst sehr regelmäßigen Längsfalten der Drüse hindeutet. Durch diese Verschiebungen erklärt sich auch, daß der Flimmergang, sonst zwischen der accessorischen und der Spermatophorendrüse eingeklemmt, bei *Calliteuthis* auf beiden Seiten völlig frei liegt. Der Blindsack des distalen Vas deferens ist bei dieser Form im Vergleich mit andern Oegopsiden nur klein.

Der Leitungsapparat von *Histioteuthis* scheint sich nach Chun nicht wesentlich von dem von *Calliteuthis* zu unterscheiden, doch ist mir nicht bekannt, welche Lagebeziehungen sich bei der erstgenannten Art vorfinden.

Illex coindetii.

Etwas genauer untersuchen konnte ich *Illex coindetii*, von dem mir mehrere Exemplare verschiedenen Alters zur Verfügung standen. Wie Chun in der zitierten Arbeit mitteilt, besitzt *Illex* dadurch besonderes Interesse, daß hier der Hohlraum, der bei allen Dibranchiaten als sogenannte Genitaltasche den Knäuel der ausführenden Wege umgibt und der bisher für ein abgeschnürtes Divertikel der Leibeshöhle gehalten wurde, in Gestalt einer geräumigen Tasche mit der Mantelhöhle kommuniziert. Er ist demnach als eine Einstülpung des Mantelhohlraums aufzufassen, in die sich dann der Leitungsweg bruchsackartig hineingedrängt hat, so daß er nur noch durch eine Art von Mesenterien mit der Wand zusammenhängt. Diese Tatsache war insofern überraschend, als sich daraus ergab, daß der vorhergenannte flimmernde Gang eine Verbindung des Leitungsweges mit einem Teile der Mantelhöhle, also der Außenwelt darstellt.

Beim jugendlichen Tier (Mantellänge 7 cm) liegt das ganze Paket noch hinter den Kiemengefäßen. Aus der geräumigen Tasche ragt nur die Spitze des verhältnismäßig sehr großen und langen Blindsackes heraus, bei etwas älteren Exemplaren auch die Mündung der Needhamschen Tasche, die aber nur einen einfachen, innen mit einem eingerollten Wulst ausgestatteten Schlauch darstellt (Fig. 6). Die Needhamsche Tasche liegt genau dorsal, durch das an ihr entlang ziehende distale Vas deferens und das dazwischengeschobene proximale Vas deferens von der accessorischen Drüse getrennt, welche ihr parallel in der Richtung der Längsachse des Tieres verläuft. Die accessorische Drüse liegt an der rechten Seite des Pakets, ziemlich tief, so daß sie in der Aufsicht verborgen bleibt. Sie ist am blinden

Ende etwas verschmälert und mit regelmäßigen, parallelen Längsfalten ausgestattet. Ihr kurzer, aber deutlich abgesetzter Ausführgang, der von einem Wulst umgeben ist, kann ziemlich weit ins Lumen der Drüse verfolgt werden. Dieser Ausführgang ist im Gegensatz zur eigentlichen Drüsenwandung faltenlos. Der Blindsack, über halb so lang wie die accessorische Drüse, ist deutlich zweiteilig. Der absteigende Ast entsendet auch hier einen kleinen Blindsack nach hinten, so daß ein Querschnitt des Vas deferens-Blindsackes in gewisser Höhe drei Lumina aufweist. Die Einmündungsweise der Spermatophorendrüse und der accessorischen Drüse ist an aufgehellten Präparaten schwer zu sehen. Aus Schnittserien konnte ich nur ersehen, daß accessorische Drüse und Ausführgang der Spermatophorendrüse sich zu einem gemeinsamen Gang vereinigen und so den aufsteigenden Schenkel des Blindsackes bilden.

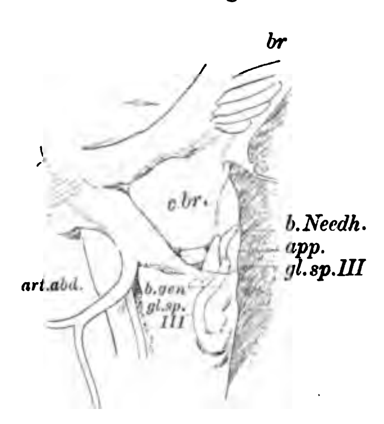


Fig. 6.
Situs des jugendlichen Leitungsapparates von *Illex coindetii*.

Die drei Abschnitte der Spermatophorendrüse sind schon bei jungen Tieren sehr scharf gesondert. Das nur leicht geschlängelte proximale Vas deferens läuft an dem ersten Abschnitt, der am weitesten nach vorn liegt, entlang, biegt dann scharf um und mündet von vorn her in eine Art seitlicher Tasche desselben ein, die sich bald mit dem Lumen vereinigt. Das Lumen des ersten Abschnitts ist durch einen großen Wulst, der ihn fast ganz ausfüllt, sehr verengert. Sowohl dieser Wulst, wie auch die gegenüberliegenden Wände sind durch reiche Faltenbildung ausgezeichnet. Die Falten verlaufen im wesentlichen in der Richtung der Längsachse des Tieres.

Beim Übergang aus dem ersten in den zweiten Abschnitt verengert sich das Lumen zu einem engen Kanal, der die verdickten Wände des zweiten Abschnitts durchbohrt und in dessen Lumen hineinführt (Fig. 7). Gleichzeitig erhebt sich die Wand des zweiten Abschnitts längs diesem Kanal zu einem gewaltigen, wie die übrigen Wände mit Falten reich ausgestatteten Wulst, so daß der Kanal, selbst durchaus glatt, durch eine Art von Dach von dem eigentlichen Drüsenlumen getrennt ist und nur durch eine enge Spalte mit ihm kommuniziert. Dieser im Querschnitt keulen- bis pilzförmige Wulst

setzt sich bis durch den dritten Abschnitt fort, der dadurch charakterisiert ist, daß die Falten der Wände und des Wulstes vollständig verschwinden. Der dritte Abschnitt ist in seinem Anfangsteil, der am hinteren Ende des ganzen Pakets liegt, stark erweitert; er wird dann, die andern beiden Abschnitte von rechts her umkreisend, zu einem cylindrischen Schlauch, in dem gleichzeitig der mächtige Wulst an Dicke abnimmt. Er überragt nach vorn die beiden andern Abschnitte noch um ein Beträchtliches.

Beim geschlechtsreifen Tier bleibt die Genitaltasche offen (Fig. 8). Aus ihr ragen die NEEDHAMsche Tasche (bis $3^1/_2$ cm), weniger weit

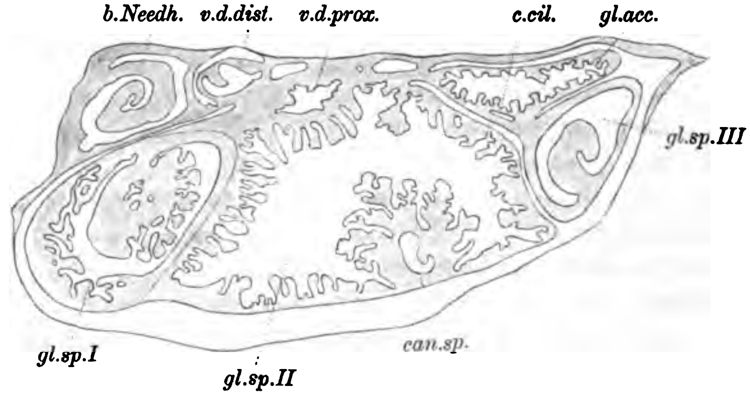


Fig. 7.
Schnitt durch den jugendlichen Leitungsapparat von *Illex coindetii.*

der Blindsack und endlich das abgestumpfte Ende des dritten Abschnitts der Spermatophorendrüse hervor. Die einzelnen Teile des Leitungsapparates haben gewisse Weiterdifferenzierungen erfahren. Das proximale Vas deferens beginnt mit einem langgezogenen, schmalen Schlitz, erweitert sich dann schwach, um sich bald wieder zu verengen, verläuft anfangs gerade und wickelt sich dann zopfartig auf. Es mündet schließlich in die linke, weniger weit vorspringende Ecke des ersten Abschnitts ein (Fig. 9). Die Dreiteilung der Spermatophorendrüse ist sehr deutlich. Die Lagerung der drei Abschnitte ist derart konstant, daß sie einen festen Komplex bilden, dessen Teile sich nur schwer unverletzt auseinanderlegen lassen. Die untere Begrenzung dieses Pakets bildet der bauchig erweiterte und nach hinten leicht zugespitzte Anfangsteil des dritten Abschnitts. Dieser steigt sodann nach vorn, umkreist, ihm eng anliegend, den zweiten Abschnitt und schlägt an der Stelle, wo er sich der oberen

Kante des ersten Abschnitts nähert, die Richtung nach der Taschenmündung ein. An der am weitesten aus der Tasche hervorragenden Stelle, wo auch der Flimmergang entspringt, geht direkt nach hinten umbiegend der sehr viel dünnere Ausführgang ab, der an der Basis

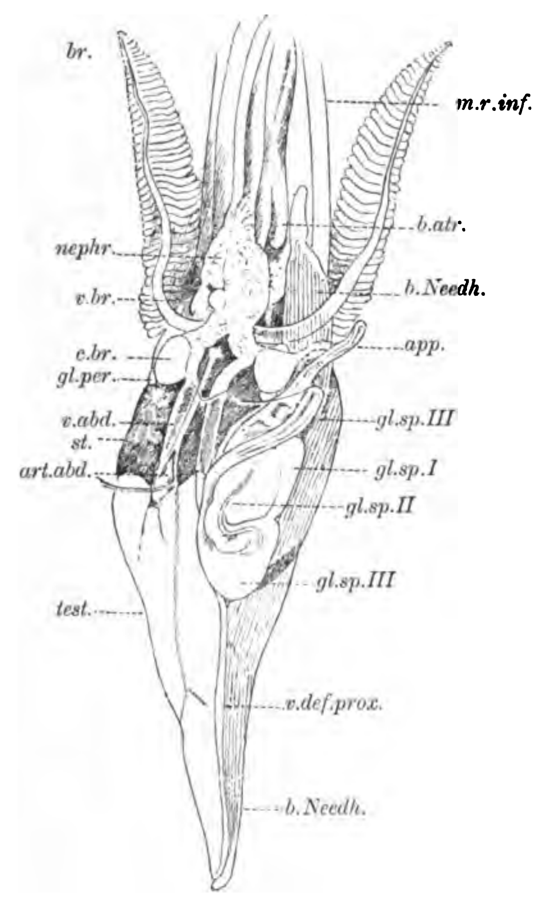


Fig. 8.
Situs des geschlechtsreifen Leitungsapparates von *Illex coindetii*.

des Blindsackes die Kommunikation mit der accessorischen Drüse herstellt, ohne daß es eigentlich den Anschein hat, als ob er in diese einmünde. Der Blindsack ist ungemein lang, und ragt noch ein Stück aus der Genitaltasche in die Mantelhöhle vor. Die accessorische Drüse hängt der Außenseite des dritten Abschnitts parallel laufend, als dünnhäutiger, innen mit Längsfalten besetzter, cylindrischer Sack bis gegen die hintere Grenze des Knäuels herab,

dort mit einer leichten Zuspitzung blind endigend. Sie liegt so weit rechts, daß sie von oben nicht sichtbar ist. Bei mehreren Exemplaren enthielt sie eine Spermatophore, mit dem aboralen Pol dem blinden Ende zu gerichtet. In der Regel rückt auch die Kante des dritten Abschnitts nach rechts in die Tiefe, so daß auch sie von dem weit herüber greifenden Hoden verdeckt wird. Ungefähr dorsal, meist etwas nach links verschoben, liegt die NEEDHAMsche Tasche (Fig. 8). Sie ist reichlich zweieinhalbmal so lang wie das ganze Paket und erreicht die Länge von 9 cm. Sie ist immer sehr stark mit Spermatophoren angefüllt, die sehr regelmäßig angeordnet liegen, beschreibt bis vier Spiralwindungen, und ist nach vorn zu leicht verschmälert, ohne jedoch einen eigentlichen Hals zu bilden. Das hinterste Ende ist zugespitzt. Das distale Vas deferens läuft an der NEEDHAMschen Tasche entlang und mündet in die unterste Spiralwindung (ungefähr im untersten Viertel). Die Spermatophoren gelangen mit dem oralen Pol in das zugespitzte blinde Ende und weichen nach links aus, immer von den nachfolgenden zur Seite gedrängt. Sie wandern so allmählich die Spiralwindungen empor und langen endlich, da die Höhe der Windungen der Länge der Spermatophoren entspricht, alle parallel und in bester Ordnung am vorderen Ende der NEEDHAMschen Tasche an.

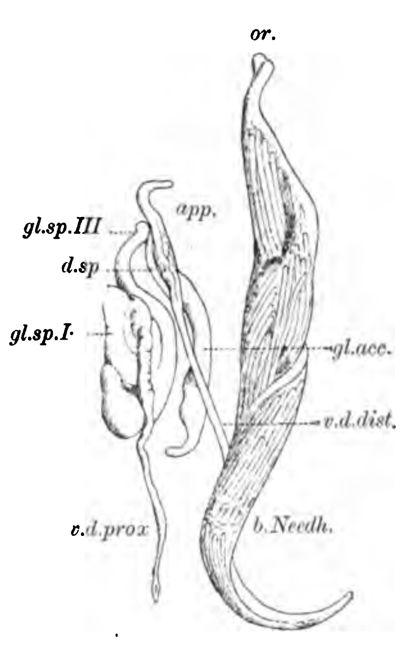


Fig. 9.
Leitungsapparat eines geschlechtsreifen *Illex coindetii*, aus der Tasche herausgelöst. Etwas auseinandergelegt. Dorsalansicht.

Alle Teile, namentlich aber die aus der Tasche hervorragenden Partien, zeigen im Leben ziemlich lebhafte Bewegungen.

Charakteristisch für die Oegopsiden sind demnach außer der festen Vereinigung und sehr deutlichen Abgrenzung der drei Abschnitte namentlich die bedeutende Entwicklung des ersten Abschnittes, ferner die ungewöhnliche Länge des Blindsackes und die im allgemeinen dorsale Lage der NEEDHAMschen Tasche, ferner die meist oberflächliche Lagerung des ganzen Pakets.

b. Myopsiden.

An Myopsiden stand mir ein sehr viel reicheres Material zu Gebote. Untersucht wurden: *Loligo vulgaris* und *marmorae*, *Sepia officinalis* und *elegans*, *Rossia macrosoma*, *Sepiola rondeletti* und *japonica*, und *Heteroteuthis dispar*.

Loligo vulgaris.

Der bemerkenswerteste Unterschied von den Oegopsiden liegt darin, daß bei *Loligo* die Tasche, die noch bei *Illex* breit mit der Mantelhöhle kommunizierte, geschlossen ist und eine ovale Kapsel bildet, in welcher die Spermatophorendrüse, die accessorische Drüse und der Blindsack liegen. Letzterer, der bei *Illex* weit aus der Tasche hervorragte, ist offenbar wegen Raummangel zurückgeschlagen. Die accessorische Drüse liegt auf der rechten Seite der NEEDHAMschen Tasche an, die Spermatophorendrüse zeigt deutliche Abgrenzung der Abschnitte; der erste Abschnitt ist nicht mehr so umfangreich wie bei den Oegopsiden. Die Lagerung ähnelt der bei *Illex*. Der Hoden liegt, im Zusammenhang mit der bedeutenden Streckung des ganzen Körpers, im Fundus des Eingeweidesackes und ziemlich weit von dem besprochenen Paket entfernt. Das Vas deferens ist in seinem Anfangsteil völlig geräde und knäuelt sich erst da auf, wo es sich dem Paket nähert, anfangs deutlich zickzackartig, dann immer dichter. Es führt an die Unterseite des Knäuels, wo es in ähnlicher Weise wie bei *Illex* in den ersten Abschnitt einmündet. Die NEEDHAMsche Tasche liegt dorsal und ist außerordentlich in die Länge gezogen. Schon

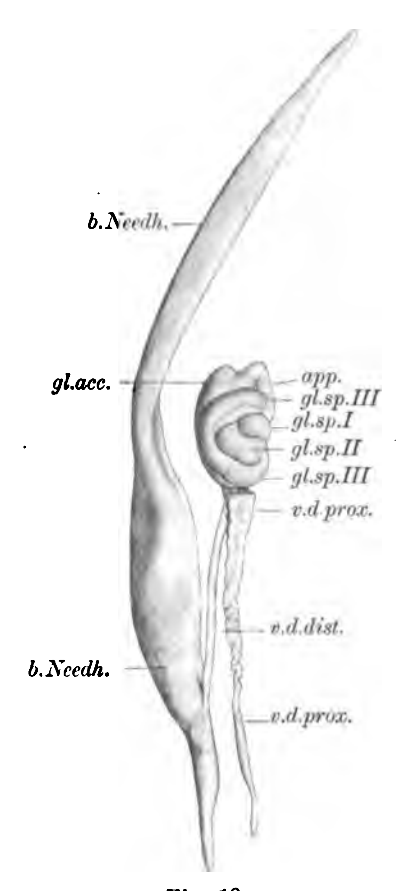


Fig. 10.
Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Loligo vulgaris.*

beim jungen Tier ist sie etwa viermal so lang wie das Paket. Sie ist noch einfach schlauchförmig und ragt etwas in die Mantelhöhle vor. Beim erwachsenen Tiere liegt sie mehr rechts, ist fast sechsmal so lang wie das Paket und ragt, vorn etwas verengert, doch ohne einen eigentlichen Hals zu besitzen, etwa 4—5 cm in die Mantelhöhle vor, an der Basis der linken Kieme austretend (Fig. 11). Nach hinten verlängert sie sich zu einer ziemlich scharfen Spitze, die die Leibeshöhlenwand vor sich hertreibt, und sich so ziemlich weit in den Visceropericardialraum hineinschiebt. Die NEEDHAMsche Tasche ist in ihrer ganzen Länge ziemlich unregelmäßig mit Spermatophoren erfüllt, sie wird jedoch durch das ihr anliegende Paket ungefähr in der Mitte stark eingedrückt, so daß sich die Hauptmasse der Spermatophoren in der unteren, etwas bauchig aufgetriebenen Hälfte ansammelt. Das distale Vas deferens zieht weit an ihr entlang und mündet erst im untersten Sechstel in der bei *Illex* beschriebenen Weise ein. Nur die untere Hälfte der NEEDHAMschen Tasche zeigt eine deutliche Spiralbildung und etwas regelmäßigere Lagerung der Spermatophoren.

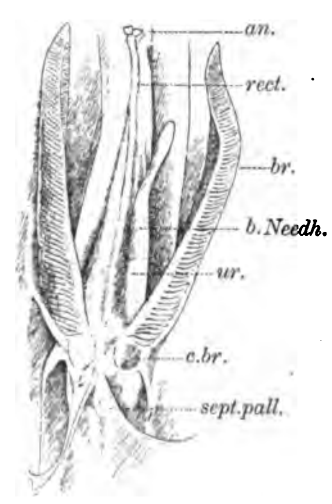


Fig. 11.
Situs der NEEDHAMschen Tasche bei *Loligo vulgaris*.

Von *Loligo marmorae* habe ich in diesem Jahre in Neapel eine größere Anzahl von Exemplaren erhalten, doch konnte die Untersuchung wegen Zeitmangel noch nicht durchgeführt werden. Der Leitungsapparat scheint äußerlich dem von *L. vulgaris* ähnlich zu sein, ist aber etwas gedrungener. Vor allem ist die NEEDHAMsche Tasche bei *L. marmorae* relativ kürzer als bei *L. vulgaris*.

Sepia officinalis (Fig. 12*a*).

Dem gedrungeneren Bau des ganzen Tieres entsprechend finden wir bei *Sepia* die Leitungswege weniger in die Länge gezogen als bei *Loligo*. Alle Teile sind näher aneinandergerückt. Das ganze Paket der Leitungswege liegt dem Hoden so nahe, daß das proximale Vas deferens sich sogleich an seinem Ursprung, wo es mit einer schlitzartigen Öffnung beginnt, aufknäuelt (Fig. 12*b*). Es ist außer-

ordentlich lang und verläuft an der Unterseite des Pakets in mannigfachen Windungen bis fast an dessen oberen Rand, wo es in die Spermatophorendrüse einmündet. Der erste Abschnitt der letzteren ist deutlich zweiteilig. Das Vas deferens mündet von oben her scharf umknickend in den einen Schenkel ein, während der andre die Verbindung mit dem zweiten Abschnitt vermittelt. Offenbar

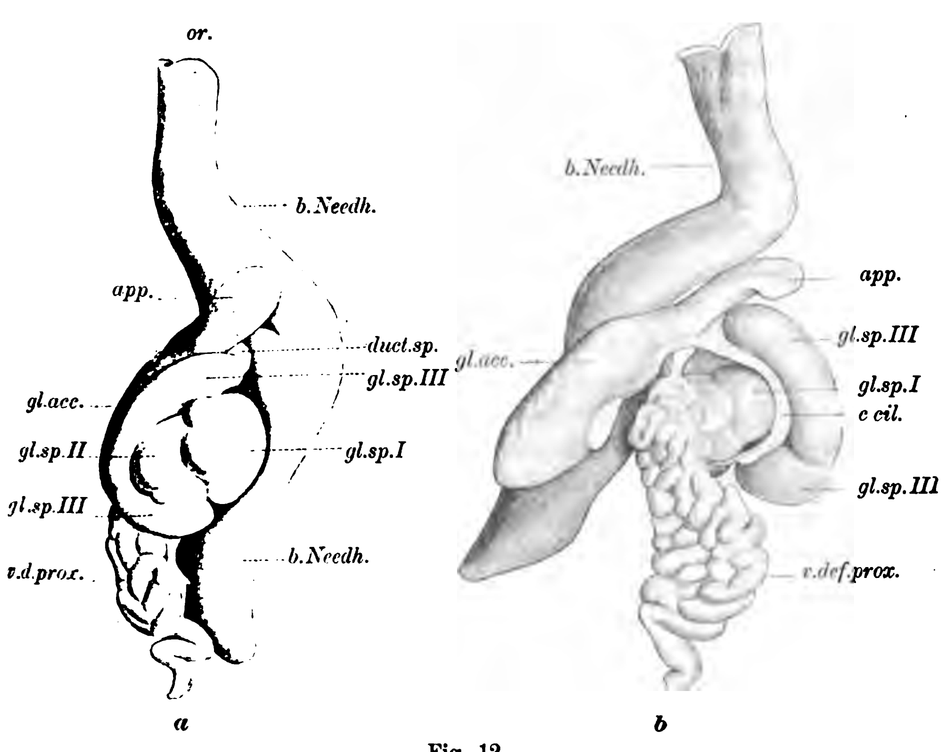


Fig. 12.
Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Loligo officinalis*. *a*, Ventralansicht. *b*, Dorsalansicht. (Die accessorische Drüse ist zur Seite geschlagen, um den Flimmergang zu zeigen.)

entspricht der erste Schenkel dem seitlichen Divertikel, in dem das proximale Vas deferens bei *Illex* einmündet. Der zweite Abschnitt zeigt den mit Falten bedeckten Wulst; doch sind die Falten weniger dicht als bei den Oegopsiden, dafür aber um so massiger. Der dritte ist etwa dreimal so lang wie der sehr kurze zweite Abschnitt, unten etwas, aber wenig erweitert, mit glatten Wänden und glattem Wulst und stark verdickten Drüsenpolstern an den Wänden ausgestattet. Die accessorische Drüse ist sackförmig, hat im Inneren Längsfalten, die wieder durch Querfalten verbunden sind, und liegt an der rechten

Seite den übrigen Organen an. Zwischen ihr und dem dritten Abschnitt verläuft der hier verhältnismäßig dicke, ebenfalls unregelmäßige Längsfalten aufweisende Flimmergang. Der Blindsack ist ziemlich kurz und breit, er liegt der NEEDHAMschen Tasche an und ist durch die Wand der ebenfalls eng anschließenden Genitaltasche an sie geheftet. Die NEEDHAMsche Tasche ist viel kürzer und gedrungener als bei *Loligo*, sie ist beim geschlechtsreifen Tier von *Sepia officinalis* etwa doppelt so lang wie das eigentliche Paket und ragt mit ihrem obersten Viertel nach außen vor. Der Hals ist nicht deutlich abgesetzt, die Mündung fand ich stets offen, undeutlich zweilippig. Die Tasche zeigt im Inneren einen stark ausgebildeten Wulst, der der sehr deutlich spiraligen Drehung als Achse dient. Das distale Vas deferens läuft, der zweiten Windung folgend, an ihr entlang und mündet in die hinterste Windung von vorn her ein. Der hinterste Teil des distalen Vas deferens kommuniziert in Gestalt eines seitlichen Spaltes in der ganzen Höhe der ersten Windung mit dieser, die Spermatophoren seitlich hineinschiebend. In ähnlicher Weise wie bei *Illex* wandern die Spermatophoren nun wie auf einer Wendeltreppe in die vorderen Regionen der NEEDHAMschen Tasche. Es scheint, daß sie durch ein klebriges Secret zusammengehalten werden; jedenfalls lassen sie sich in ganzen Klumpen, alle in paralleler Lage zusammenhängend, herausnehmen.

Sowohl die Wandungen der Genitaltasche, wie auch die einzelnen Teile des Leitungsapparates, zeigten im Leben Kontraktionen.

Sepia elegans.

Bei *Sepia elegans* ist der Eingeweidesack mit einer weißen, atlasglänzenden undurchsichtigen Haut überzogen, so daß man in der Aufsicht nichts von dem Leitungsapparat wahrnimmt außer dem in die Mantelhöhle vorragenden Teil der NEEDHAMschen Tasche. Entfernt man den Überzug des Eingeweidesackes, so sieht man das Paket der Leitungswege unterhalb der linken Kieme liegen. Die NEEDHAMsche Tasche liegt links und ist im Verhältnis länger als bei *Sepia officinalis*, etwa doppelt so lang wie das Paket. Sie ist einfach flaschenförmig, hinten leicht zugespitzt mit nur geringer Drehung. Sie zeigt jedoch den weit ins Innere vorspringenden Wulst und zahlreiche Längsfalten, an die sich die Spermatophoren anlegen[1]. Infolge-

[1] Ich brauche wohl nicht erst zu betonen, daß es durchaus irrig wäre, mit BROCK anzunehmen, es handle sich hier um Eindrücke, die die Spermatophoren an der Wand hinterlassen. Diese Falten werden schon angelegt, ehe Spermatophoren gebildet werden.



dessen ist auch die Lagerung der Spermatophoren keine sehr regelmäßige. Das vielfach aufgewickelte proximale Vas deferens liegt an der Unterseite des Pakets. Es führt, wie sich auf Schnitten verfolgen läßt, zunächst bis an die obere Kante des ersten Abschnitts der Spermatophorendrüse. Hier biegt es scharf um und verläuft nun in entgegengesetzter Richtung, indem es sich gleichzeitig verengert und schließlich als ganz enger Kanal ins Innere des ersten Abschnitts einbezogen wird. Hier mündet es in einen größeren, durch reichliche Oberflächenvergrößerung ausgezeichneten Raum, den Fundus des ersten Abschnitts (Fig. 13). Der erste Abschnitt ist auch bei *Sepia elegans* deutlich zweiteilig, ja es läßt sich sogar eine histologische Verschiedenheit der beiden Hälften nachweisen, auf die hier



Fig. 13.
Schnitt durch den I. Abschnitt der Spermatophorendrüse von *Sepia elegans.*



Fig. 14.
Schnitt durch den III. Abschnitt der Spermatophorendrüse von *Sepia elegans.*

nicht näher eingegangen werden soll. Der zweite Schenkel führt wieder nach vorn. Sein Lumen verengert sich wie bei *Illex* zu einem engen, nicht drüsigen Kanal, der direkt unter den großen Wulst des zweiten Abschnitts führt und daher längs des ganzen zweiten Abschnitts nur durch eine tiefe schmale Spalte mit dem eigentlichen Drüsenlumen zusammenhängt. Trotz der reichen Oberflächenvergrößerung und der Dicke der Drüsenpolster können diese Abschnitte der Spermatophorendrüse nicht als eigentliche Anhangsdrüsen aufgefaßt werden; sie werden in ihrer ganzen Länge von dem Leitungswege selbst durchzogen und müssen als Differenzierungen von dessen Wand betrachtet werden. Der dritte Abschnitt, bei dem dies ja viel deutlicher ist, zeigt auch bei *Sepia elegans* den schneckenförmig eingerollten Wulst und die enorme Epithelverdickung, die hier an Stelle der Faltenbildung tritt. Das Bindegewebe, das das Vas deferens umgibt, dringt hier ins Innere des Wulstes ein und bildet schließlich dessen eigentliches Centrum (Fig. 14). Auf die

komplizierte Histologie dieser Teile soll in einer andern Arbeit eingegangen werden. Genau an der dem Wulst gegenüberliegenden Seite des dritten Abschnitts zieht sich der Flimmergang hin, der dann etwas oberhalb von dem bauchigen Anfangsteil des dritten Abschnitts, mit einer nur wenig erweiterten, schlitzförmigen Öffnung in die Genitaltasche mündet. Die accessorische Drüse gleicht der von *Sepia officinalis*; der Blindsack ist rundlich und abgeflacht. Der absteigende Ast entsendet auch hier ein, wenn auch schwaches Divertikel nach hinten.

Rossia macrosoma.

Von *Rossia macrosoma* stand mir ein geschlechtsreifes Exemplar zur Verfügung. Hier fällt vor allem auf, daß die Lagerung der einzelnen Teile, die bei den bisher betrachteten Formen sehr konstant war, bedeutend modifiziert erscheint. Die Ursache für diese Veränderung liegt in der Ausbildung der NEEDHAMschen Tasche. Diese zeigt eine sehr energische Spiraldrehung (Fig. 15). Das Charakte-

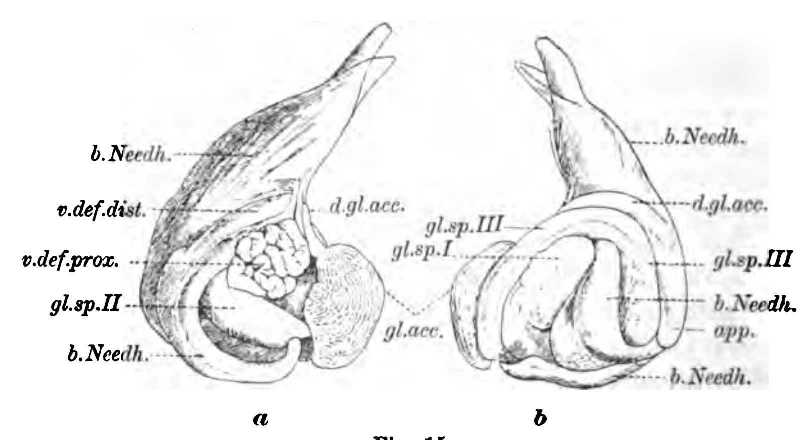


Fig. 15.
Leitungsapparat von *Rossia macrosoma*. *a*, Dorsal-, *b*, Ventralansicht.

ristische ist aber vor allem, daß die Spirale hier gelockert ist, so daß die übrigen Organe sich zwischen ihre Windungen hineinschieben konnten, richtiger gesagt, daß sich ihre Windungen zwischen den andern Organen durchgeschoben haben, diese mehr oder weniger aus ihrer ursprünglichen Lage bringend. Die NEEDHAMsche Tasche liegt also auf der linken Seite und verläuft zunächst leicht gekrümmt bis an den unteren Rand des Pakets und knickt dann nach vorn und oben um (Fig. 15*b*). Sie beschreibt nun einen Kreisbogen, der

zwischen dem zweiten und dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse die Oberfläche des Pakets berührt (vgl. das Verhalten bei *Octopus*). Hier endigt sie aber nicht, sondern zieht weiter, nun in die Tiefe rückend, unter dem dritten Abschnitt und dem Ausführgang der accessorischen Drüse hindurch, an die entgegengesetzte Seite des Pakets und von dort bis an die Basis, am Ende scharf zugespitzt und wieder leicht in die Höhe gebogen. An der höchsten, d. h. am weitesten nach vorn gelegenen Stelle dieses Bogens, gerade da, wo sie zuerst auf die untere Seite des Pakets durchtritt, empfängt die NEEDHAMsche Tasche das distale Vas deferens, dessen Mündungsweise der bisher beschriebenen durchaus gleicht. Es entspringt dem Blindsack, der dem dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse parallel, wie dieser in entgegengesetzter Richtung wie die NEEDHAMsche Tasche verlaufend, seine abgerundete Spitze nach hinten richtet. Die accessorische Drüse ist sackförmig und mit Längsfalten ausgestattet. Sie besitzt im Gegensatz zu den bisher besprochenen Arten einen langen Ausführgang. Das Paket des ziemlich langen proximalen Vas deferens liegt zwischen accessorischer Drüse und NEEDHAMscher Tasche der Hodenkapsel an. Auch die Spermatophorendrüse ist in ihrer Lagerung verschoben, so daß der erste Abschnitt, sonst verdeckt, von der NEEDHAMschen Tasche zur Seite gedrängt wird und oberflächlich zu liegen kommt, während der zweite Abschnitt in die Tiefe gedrängt ist und zum Teil direkt der Hodenkapsel anliegt. Wie weit diese Lagerungsverhältnisse allgemeine Gültigkeit haben, kann ich nach dem einzigen Exemplar, das ich untersuchen konnte, nicht entscheiden. Eine gewisse Annäherung an den Octopodentypus ist nicht zu leugnen. Meines Wissens ist der Leitungsapparat dieser Form bisher noch nicht beschrieben worden.

Sepiola rondeletii.

Der Leitungsapparat von *Sepiola rondeletii* ist wiederholt der Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung gewesen. Doch haben weder die Arbeiten von PETERS[1], LEUCKART[2] und DUVERNOY[3], noch die von BROCK[4] vollständige Klarheit in diese etwas verwickelten Verhältnisse gebracht.

---

[1] PETERS, Zur Anatomie der *Sepiola*. MÜLLERS Archiv 1842.

[2] LEUCKART, Über die männlichen Geschlechtstheile der *Sepiola vulgaris*. Diese Zeitschr. 1847.

[3] DUVERNOY, cit. S. 313.

[4] BROCK, cit. S. 313.

Die Form weicht in vieler Beziehung von den übrigen Decapoden ab und hängt nach meinem Dafürhalten mit *Loligo* und *Sepia* nicht enger zusammen als jene mit den Oegopsiden. Es scheint vielmehr, daß die Sepiolini, zu denen auch *Rossia* noch zu ziehen wäre, eine scharf charakterisierte Gruppe für sich bildeten, die vielleicht als ein Seitenzweig am Dibranchiatenstammbaum gelten könnte.

Das proximale Vas deferens von *Sepiola* zeigt eine auffällige Reduktion. Es ist ganz kurz, nur so lang wie der erste Abschnitt, und verläuft nicht aufgeknäuelt wie bei *Rossia* und den übrigen Formen, sondern ganz gerade. An seiner Ursprungsstelle ist es ziemlich weit und im Inneren mit zahlreichen, noch sekundär verzweigten Längsfalten versehen, die so dicht stehen, daß sie das Lumen fast vollständig ausfüllen (Fig. 16*a*). Weiter oben werden die Falten spärlicher, um nahe der Einmündung gänzlich zu verschwinden (Fig. 16*b*), der bisher ovale Querschnitt wird kreisrund; der Kanal schmiegt sich eng an die drüsige Wand der Spermatophoren-

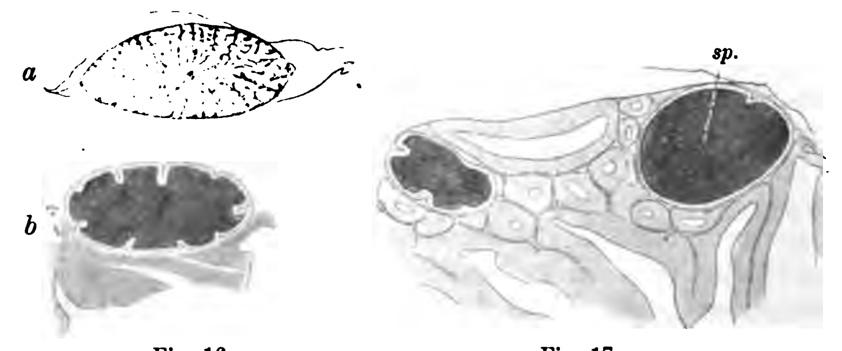


Fig. 16.
Schnitte durch das proximale Vas deferens von *Sepiola rondeletii*. *a*, proximalster Teil, *b*, näher der Einmündung in den I. Abschnitt der Spermatophorendrüse.

Fig. 17.
Einbettung des proximalen Vas deferens in die Spermatophorendrüse bei *Sepiola rondeletii*. *sp*, Sperma.

drüse an, um dann, an dem oberen Rande angekommen, plötzlich umzuknicken und ähnlich wie bei *Sepia* geschildert wurde, in die Tiefe des ersten Abschnitts hineinzuführen (Fig. 17). Dieser bildet eine mit regellosen Falten und Buchten ausgestattete Tasche, welche eigentümlich flach gedrückt den gewaltigen Drüsenmassen des zweiten Abschnitts anliegt, und sich in Gestalt einer flachen Spalte bis an den oberen und unteren Rand fortsetzt. Aus dieser entspringt ein zweiter, zunächst wieder aufwärts ziehender, anfangs geschlossener Kanal, der aber bald die Mündungen weiterer Drüsenkomplexe aufnimmt

(Fig. 18), und nun oberflächlich sichtbar, zwischen zwei Drüsenpaketen hindurch, in den zweiten Abschnitt überleitet. An dieser Stelle nimmt er zunächst die Einmündung jenes mächtigen Drüsenkomplexes auf, an dem das proximale Vas deferens entlang gegangen war. Es scheint, daß bei *Sepiola* der erste und zweite Abschnitt der Spermatophorendrüse so weitgehende histologische Differenzierungen aufweisen, daß sich eine mehr oder weniger scharfe

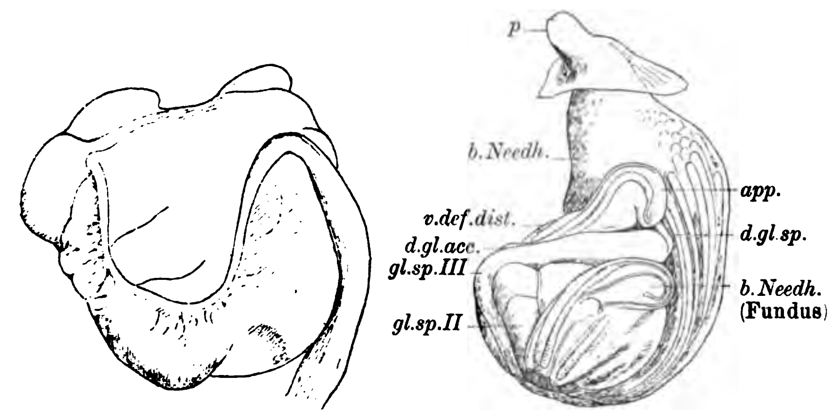


Fig. 18.
Einbettung des Vas deferens in die Drüsenkomplexe der Spermatophorendrüse.

Fig. 19.
Leitungsapparat von *Sepiola rondeletii*.

Sonderung von Unterabschnitten durchführen läßt. Doch sollen diese verwickelten Verhältnisse im Zusammenhang mit der Histologie dargestellt werden. Die Lage des Leitungsweges im zweiten Abschnitt ist in der Regel dadurch deutlich erkennbar, daß wir hier fast stets eine halbfertige Spermatophore durchschimmern sehen, die beim lebenden Tier in beständiger Drehung begriffen ist. Nachdem der Kanal auch die Mündung des rechts liegenden eigentlichen zweiten Abschnitts aufgenommen hat, geht er in die Tiefe, und zwar direkt unter dem Wulst des dritten Abschnitts. Der letztere ist wie gewöhnlich in seinem Anfangsteil am dicksten, vom zweiten Abschnitt durch das vollständige Verschwinden der Falten scharf gesondert, und zeigt die gewaltige Epithelverdickung, die überall für den dritten Abschnitt charakteristisch ist. Er führt im Bogen um den zweiten Abschnitt herum, um sodann, entlang dem Ausführgang der accessorischen Drüse, quer über den ganzen Leitungsapparat hinüber nach dem Blindsack hinzulaufen (Fig. 19). An der Stelle, wo er den Ausführgang abgibt, entspringt der sehr dünne Flimmerkanal, der an der der accessorischen Drüse zugekehrten Wand des

dritten Abschnitts entlang bis gegen das erste Drittel der Drüse hinzieht und hier in die Genitaltasche mündet. Die accessorische Drüse ist oval, mit ziemlich regelmäßigen Längsfalten ausgestattet und besitzt einen Ausführgang, der reichlich ebenso lang ist wie die Drüse selbst. In der Drüse finden sich häufig umkehrende Spermatophoren (Fig. 23 u. 24). Ihr Ausführgang läuft der Endpartie des dritten Abschnitts der Spermatophorendrüse parallel, empfängt deren Ausführgang und leitet direkt in den Blindsack über. Dieser ist bei *Sepiola rondeletii* einfacher als bei den meisten andern Formen und



Fig. 20.
Lagerung der Spermatophoren in der Needham-schen Tasche von *Sepiola rondeletii*. Dorsalansicht.



Fig. 21.
Lagerung der Spermatophoren in der Needham-schen Tasche von *Sepiola rondeletii*. Ventralansicht.

stellt eine einfache Schleife dar. Seine Spitze ist stets hakenförmig zurückgebogen (Fig. 19).

Der »Spermatophorensack«, wie ich mich hier vorläufig ausdrücken will, liegt bei *Sepiola* links. Er ist merkwürdig kurz, dick kegel- oder umgekehrt-birnförmig und verschmälert sich nach oben ganz plötzlich zu einem kurzen, schwach-muskulösen Halse (Fig. 20). Die Spermatophoren sind überaus regelmäßig angeordnet; die dicht nebeneinander liegenden Etuis geben an den durchscheinenden Seiten der Tasche den Eindruck einer zierlichen, vom hinteren Ende her nach vorn ausstrahlenden Radiärstreifung. (Die Höhe des sogenannten Pfropfs ist durch ein dunkles Querband bezeichnet.) Die aboralen Enden bilden an der Oberseite eine gleichmäßige Kuppe von bienenwabenartig aneinander liegenden Köpfen (Fig. 21).

Die bedeutende Länge und der eigentümliche Verlauf des distalen Vas deferens fielen schon Leuckart auf. Es verläßt den Blindsack in der Richtung nach rechts, biegt aber bald wieder ziemlich scharf

nach links um und zieht nach der Basis des »Spermatophorensackes« (Fig. 22). Hier mündet es jedoch noch nicht ein, sondern geht nun

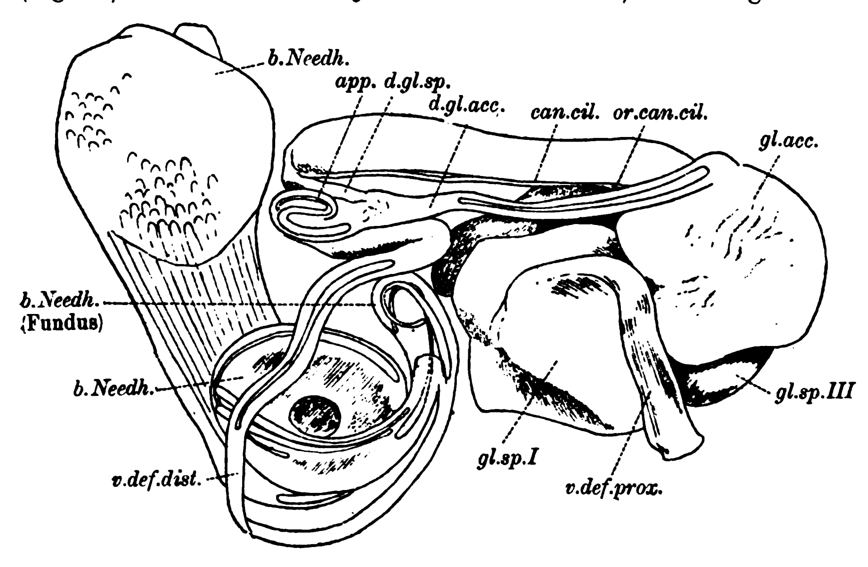


Fig. 22.
Halbschematische Darstellung des Leitungsapparates von *Sepiola*. *b.Needh.* (Fundus) = II. Umkehrstation.

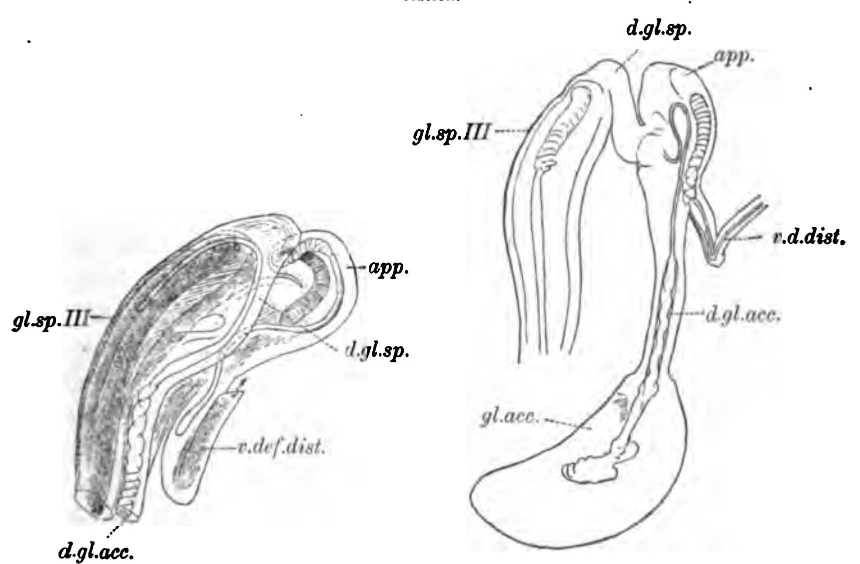


Fig. 23.
I. Umkehrstation von *Sepiola rondeletii*. Übertritt der Spermatophore aus dem III. Abschnitt in die accessorische Drüse; eine andre im Blindsack.

Fig. 24.
I. Umkehrstation von *Sepiola rondeletii*. Eine Spermatophore (durch die Konservierung deformiert) in der accessorischen Drüse; eine zweite im Begriff den Blindsack zu verlassen. Im III. Abschnitt ist eine neue Spermatophore erschienen.

unter dem Paket der Leitungswege hindurch, um an der Vorderseite wieder zum Vorschein zu kommen. Indem es hier sogleich wieder umbiegt, bildet es eine Art von flacher Schleife, die der vorderen Fläche des Pakets anliegt und einen Teil davon verdeckt, kehrt sodann zum Spermatophorensack zurück und beschreibt an dessen Wand, indem es gleichzeitig ganz flach, weit und dünnhäutig wird, einen vollständigen Kreisbogen und mündet endlich von unten her ein.

Als ich die Wanderungen der Spermatophoren verfolgte, fiel mir zunächst auf, daß sie hier in ganz andrer Weise als bei den übrigen Arten, nämlich mit dem aboralen Pol voran, in den Spermatophorensack eintreten. Während wir sonst gerade in der Einmündungsweise des distalen Vas deferens eine Einrichtung erblicken konnten, die Richtung der Spermatophore umzukehren, muß hier diese Umkehr bereits vorher vollzogen sein. In der Tat stellte sich heraus, daß die Umkehr bei *Sepiola* an einer bestimmten Stelle des distalen Vas deferens, und zwar in der oben erwähnten Schleife, die der Vorderseite des Pakets anliegt, vor sich geht. Ich möchte an der Hand der Abbildung (Fig. 25) kurz auf den Bau dieser Schleife eingehen. Sie besteht aus einer Umbiegung des distalen Vas deferens, mit der Eigentümlichkeit, daß sich das Lumen des Kanals an der Biegungsstelle nach außen zu etwas erweitert, während gleichzeitig das Epithel der Wand an der inneren Kurve verdickt erscheint und in Gestalt einer kurzen Zunge vorspringt. Die Spermatophoren durchwandern nun, von dem Blindsack kommend, das distale Vas deferens mit dem oralen Pol voran und gelangen endlich, zunächst mit dem projektilen Schlauch in die erweiterte Schlinge hinein.

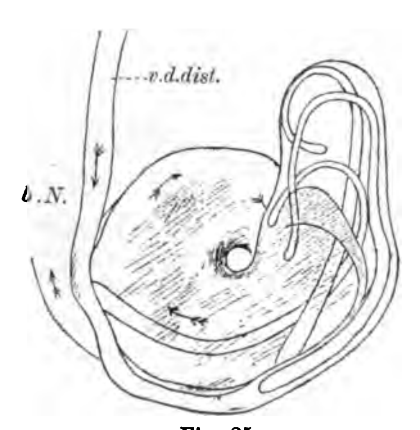


Fig. 25.
II. Umkehrstation von *Sepiola rondeletii*. *b.N.* Eintrittstelle in das eigentliche Spermatophorenreservoir.

Sie sind hier noch ziemlich weich, besitzen aber doch schon eine gewisse Elastizität. Die eintretende Spermatophore stößt an der gegenüberliegenden Wand an, ist jedoch weich genug, um sich zu biegen, und während der dickere Spermaschlauch nachgeschoben wird, krümmt sich der projektile Schlauch an der gerundeten Wand der Schlinge fast zu einem Kreise zusammen. Dabei verhindert offenbar

die wulstige Verdickung der inneren Wand ein Weiterrücken des oralen Endes in den umgeknickten Kanal. In dem Moment jedoch, wo auch der aborale Pol der Spermatophore in den so gebildeten Blindsack hineingeschoben wird und seitlich ausweichen kann, rückt sie sogleich, nunmehr mit dem aboralen Pol voran, in den absteigenden Kanal. Vermöge der ihr innewohnenden Elastizität streckt sich allmählich die gekrümmte orale Hälfte: Die Spermatophore tritt nun gerade gestreckt in den dünnhäutigen Teil des Vas deferens ein, um schließlich, ohne sich weiter krümmen zu müssen, von unten in den Spermatophorensack einzutreten. Dieser Umkehrprozeß verläuft außerordentlich langsam; ich konnte beobachten, daß zwischen Eintritt und Austritt der Spermatophore über 6 Stunden verstreichen, während deren ein ununterbrochenes, ganz allmähliches Weiterrücken stattfindet. Man findet hier gewöhnlich drei Spermatophoren, von denen zwei im Hineinwandern und eine im Hinauswandern begriffen sind, wie denn überhaupt bei *Sepiola* die einzelnen Spermatophoren sehr dicht aufeinander folgen. Die Notwendigkeit einer derartigen zweiten Umkehr ist, wenn die Spermatophore schließlich mit dem aboralen Pol austreten soll, durchaus einleuchtend. Überraschen mußte nur, daß der Ort der Umkehr bei *Sepiola* ein andrer sein sollte, als bei den übrigen Arten.

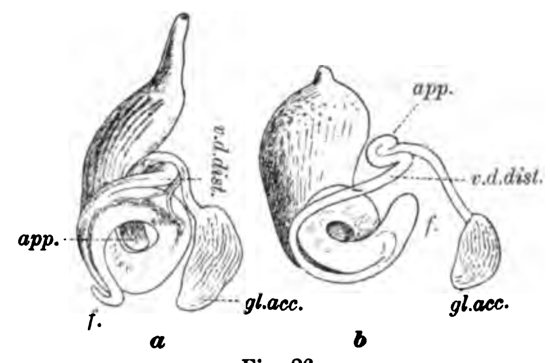


Fig. 26.
NEEDHAMsche Tasche. *a* von *Rossia*, *b* von *Sepiola*.

Ein Vergleich mit *Rossia* zeigte mir die Lösung dieser Schwierigkeit. Denkt man sich die NEEDHAMsche Tasche von *Rossia* aus ihrer Verschlingung mit den übrigen Organen herausgelöst, so bemerkt man, daß aus ihrer spiraligen Aufwindung im Verein mit der Einmündung des distalen Vas deferens eine ganz ähnliche Figur resultiert, wie sie das vermeintliche Vas deferens von *Sepiola* beschreibt. Es ergibt sich aus dem Vergleich (Fig. 26), daß das distale Vas deferens von *Sepiola* nur zum Teil dem der übrigen Formen entspricht, zum andern Teil aber den unteren Windungen der NEEDHAMschen Tasche und daß die oben beschriebene Schleife der hinteren Spitze der

NEEDHAMschen Tasche homolog ist. Nur die oberste Partie der NEEDHAMschen Tasche dient als eigentliches Spermatophorenreservoir, ein Umstand, aus dem sich die eigentümlich kurz gedrungene Gestalt des »Spermatophorensackes« erklärt; die untere Partie steht noch im Dienst der Weiterleitung und enthält nur Spermatophoren »auf der Durchreise«.

Es scheint mir, daß dieser Befund bei *Sepiola* gewisse phylogenetische Schlüsse zuläßt. Die Homologie dieser Umkehrstelle beweist, daß die Abzweigung des *Sepiola*-Stammes erfolgte, als eine solche Umkehr bereits bestand, der Umstand aber, daß die Umkehr selbst nicht vollkommen in gleicher Weise vor sich geht, sondern offenbar bei *Sepiola* in primitiverer Weise, sowie die gänzlich abweichende Ausbildung des distalen Teiles scheinen darauf hinzudeuten, daß die Abzweigung zu einer Zeit erfolgte, als auch bei den übrigen Formen die Umkehr sich noch in einer einfachen Schleife vollzog. Es müßte sonst angenommen werden, das Verhalten bei *Sepiola* sei als sekundäres anzusehen, was deswegen mir unwahrscheinlich erscheint, weil es offenbar nicht das praktischere ist.

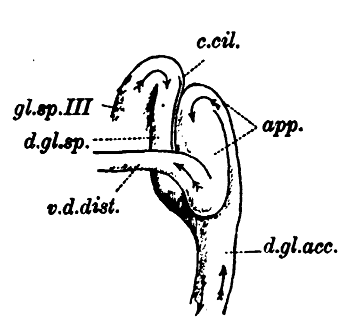


Fig. 27.
Der Blindsack von *Sepiola japonica*.

Bei *Sepiola japonica*, von der ich ein Exemplar untersuchte, fand sich im wesentlichen das gleiche Verhalten. Es fehlt jedoch die bei *Sepiola rondeletii* konstante Rückwärtskrümmung der Spitze des Blindsackes. Der Flimmergang ließ sich bei dieser Form schon äußerlich eine Strecke weit verfolgen (Fig. 27).

Heteroteuthis dispar.

Von *Heteroteuthis* untersuchte ich ein Exemplar, das sich als nicht geschlechtsreif erwies (Fig. 28 u. 29).

Die Spermatophorendrüse ist deutlich dreiteilig, der erste Abschnitt ziemlich glatt und dünnhäutig, der zweite mit Falten ausgestattet. Der dritte Abschnitt läßt einen bauchig erweiterten Anfangs- und einen schlauchförmigen Hauptteil unterscheiden. Er ist über doppelt so lang wie die beiden andern zusammengenommen. Die accessorische Drüse ist etwas kürzer und dicker wie ihr Ausführgang und zeigt Längsfalten. Der Blindsack des distalen Vas deferens bildet eine einfache Schlinge (wie bei

Sepiola japonica). Die NEEDHAMsche Tasche ist bei dem mir vorliegenden Exemplar noch sehr unentwickelt. Sie zeigt keine Spur von einem gesonderten Hals, und gleicht einem vorn wenig erweiterten Schlauch, in dessen unteres Ende das distale Vas deferens in sehr ursprünglicher Weise einmündet, indem es einfach umbiegt.

Über den Bau der Organe der geschlechtsreifen *Heteroteuthis* und die Spermatophoren ist mir nichts Näheres bekannt.

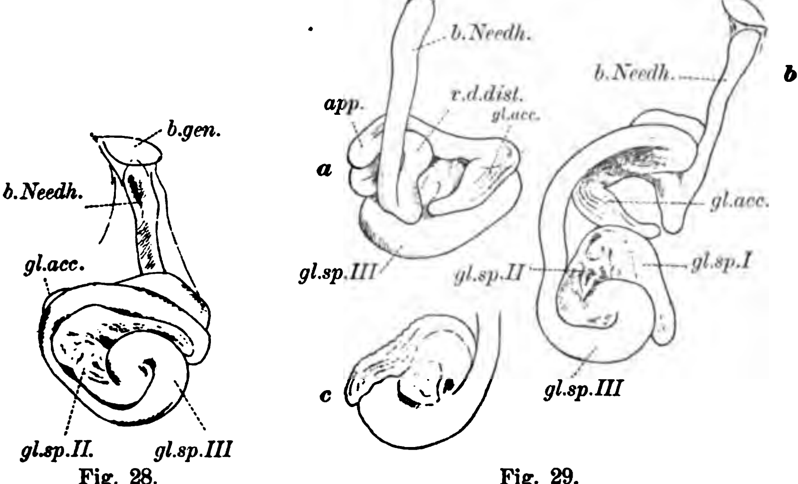


Fig. 28.
Leitungsapparat von *Heteroteuthis dispar*. Ventralansicht.

Fig. 29.
Leitungsapparat von *Heteroteuthis dispar*. *a*, Dorsalansicht, *b*, Ventralansicht (auseinander gelegt), *c*, Spermatophorendrüse.

Aus einem Vergleich der besprochenen Formen ergibt sich, daß die Decapoden hinsichtlich der männlichen Leitungswege eine durchaus natürliche Gruppe bilden, in der wir, ohne auf prinzipielle Unterschiede im Bauplan zu stoßen, doch gewisse Umwandlungen beobachten, die einzelne Arten als näher, andre als weniger nahe zusammengehörig erscheinen lassen. Während wir das proximale Vas deferens verschieden ausgebildet finden, ist allen gemeinsam die deutliche Abgrenzung der drei Abschnitte der Spermatophorendrüse, die Längsfaltung der sackförmigen accessorischen Drüse, das frei verlaufende, höchstens lose angeheftete distale Vas deferens, die mehr oder weniger deutliche spiralige Aufwindung der NEEDHAMschen Tasche beim ausgebildeten Tier und der Mangel eines eigentlichen Penis; vor allem aber, und darin liegt der fundamentale Unterschied zwischen Decapoden und Octopoden, das Vorhandensein des flimmernden Ganges,

der vom Ende des dritten Abschnitts der Spermatophorendrüse abgehend indirekt eine Kommunikation mit der Außenwelt herstellt.

Eine Trennung des Decapodenstammes selbst in Oegopsiden und Myopsiden würde nach den männlichen Leitungswegen nicht gerade geboten erscheinen. Wenn auch die Oegopsidenfamilie im allgemeinen etwas primitivere Verhältnisse aufzuweisen scheint als die der Myopsiden, so darf man doch nicht außer acht lassen, daß auch im Bau des distalen Vas deferens bei *Sepiola* offenbar sehr ursprüngliche Verhältnisse vorliegen, und schließlich erinnere ich daran, daß die Spermatophorenbildung gerade bei den Oegopsiden, wenigstens in einer gewissen Entwicklungsrichtung, den höchsten Grad der Kompliziertheit erreicht.

2. Octopoden.

a. Eledone.

Bei der Schilderung des Leitungsapparates der Octopoden beginne ich mit den Formen, die noch gewisse Eigentümlichkeiten der Decapoden wiederholen. Wir kennen eine solche vermittelnde Gattung in *Eledone*.

Eledone moschata.

Von *Eledone moschata* konnte ich außer geschlechtsreifen und halb erwachsenen Exemplaren auch einige junge von 1 cm Mantellänge untersuchen. Ich fand bei diesen (Fig. 30) die Genitaltasche schon geschlossen. Obwohl eine histologische Differenzierung noch nicht eingetreten war, ließen sich doch alle wesentlichen Teile unterscheiden. Die accessorische Drüse ist, wie aus der Abbildung hervorgeht, einfach schlauchförmig. Sie läßt noch keine Spur von faltiger Ausgestaltung erkennen. Die drei Abschnitte der Spermatophorendrüse sind nur durch die S-förmige Knickfigur angedeutet. Der Blindsack ist kurz und undeutlich. Die schlauchförmige Needhamsche Tasche geht direkt in einen Penis über, der etwa dreimal so lang wie das Paket des Leitungsapparates, distalwärts aber noch geschlossen ist. Zu beachten ist, daß auf so jungen Stadien die Needhamsche Tasche deutlich rechts zu liegen kommt, jedenfalls aber unter das Paket und nicht auf dessen linke Seite. Das distale Vas deferens bildet einen scharfen Knick mit der Needhamschen Tasche und ist mit deren Ende zu einer Art von spitzem Blindsack verschmolzen.

An größeren Exemplaren, die dicht vor der Geschlechtsreife stehen, ist die Länge des in die Mantelhöhle vorragenden Penis noch auffallend groß: sie beträgt mehr als das Doppelte des Pakets (Fig. 31). Er ist im Leben in beständiger Bewegung, aber durchaus glatt, nur an einer Stelle leicht verdickt, während er an Spiritus-

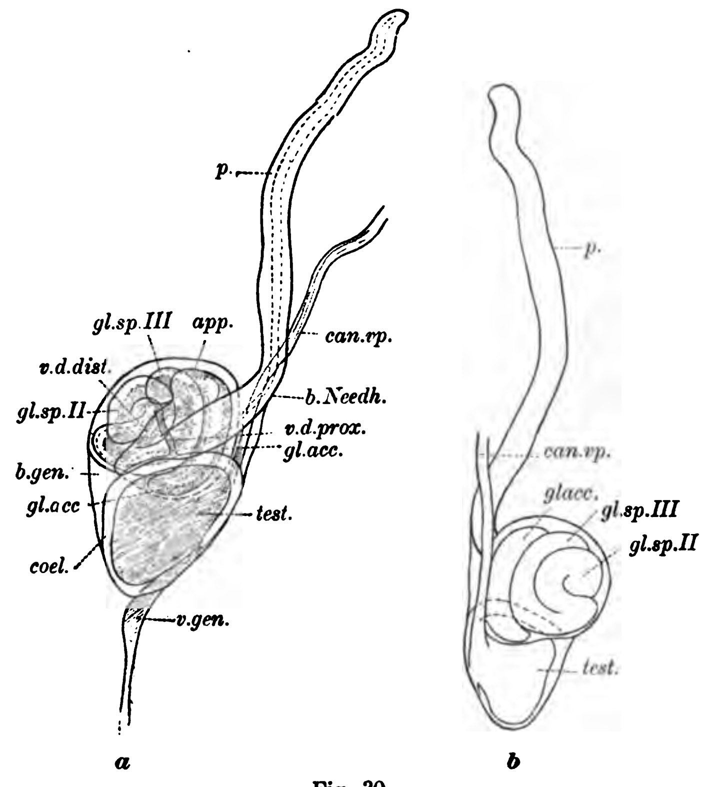


Fig. 30.
Jugendlicher Leitungsapparat von *Eledone moschata*. *a*, Dorsalansicht, *b*, Ventralansicht.

exemplaren das Bestreben zeigt, durch Contraction in einer gewissen Höhe eine Art von Knoten zu bilden. Ich vermute, daß die Entstehung dieses Knotens durch die Verteilung der Muskulatur bedingt wird, die vielleicht schon eine Vorstufe zu dem sogenannten Penisdivertikel der typischen Octopoden darstellt.

Das proximale Vas deferens ist bei *Eledone moschata* sehr kurz, etwa doppelt so lang wie der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse, wovon die Hälfte auf die ampullenartige Erweiterung entfällt, mit der es beginnt. Der Vergleich mit *Sepiola* ist naheliegend: Wir

können möglicherweise diese längs gefaltete Ampulle direkt mit dem unteren, erweiterten und gleichfalls dicht längsgefalteten Teil des proximalen Vas deferens identifizieren, nur daß dieser bei *Sepiola* allmählich, bei *Eledone* plötzlich in den dünneren Teil übergeht. Die Spermatophorendrüse ist bei *Eledone moschata* deutlich dreigliedrig und die drei Abschnitte sind noch ziemlich verschieden gestaltet, der erste Abschnitt läßt die Zweiteiligkeit erkennen, die bei den Decapoden so deutlich ist, und zeigt eine ziemlich unregelmäßige Oberflächenvergrößerung im Inneren. Der zweite Abschnitt besitzt einen großen, regelmäßige Längsfalten führenden Wulst und ist etwas bauchig erweitert. Der dritte Abschnitt ist in seinem Beginn sehr schmal und erweitert sich nach dem distalen Ende zu; er ist etwa doppelt so lang wie die beiden andern. Der Wulst, der ihn in seiner ganzen Länge durchzieht, ist in seiner ersten Hälfte niedrig und glatt, weiter gegen das Ende hin höher und mit schräg distalwärts (von der Wand nach dem Hauptlumen) verlaufenden Querfalten besetzt (Fig. 31). Die accessorische Drüse zeigt am aufgehellten Präparat zahlreiche in die Wand eingesenkte Drüsentubuli[1]. Sie geht ohne eigentlichen Ausführgang in den rundlichen und nicht sehr markierten Blindsack über. Der von der Spermatophorendrüse nach der accessorischen Drüse ziehende Ausführgang ist kurz und nicht fest an die Wand der letzteren geheftet. Die NEEDHAMsche Tasche liegt auf diesem Stadium auf der linken Seite des Pakets, ist flaschenförmig erweitert, innen mit einem Wulst und mit schräg verlaufenden Falten versehen und geht nach vorn ohne deutliche Grenze

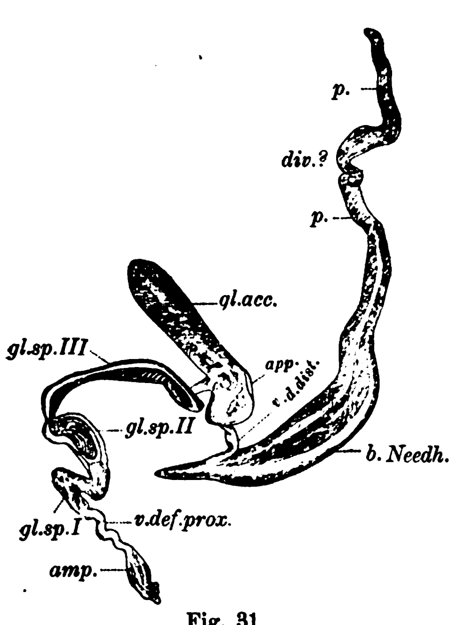


Fig. 31.
Leitungsapparat einer nicht geschlechtsreifen *Eledone moschata*.

[1] Bei jüngeren Tieren übrigens, wie schon BROCK hervorhebt, oft noch deutlich Längsfalten, die dann durch Querfalten (ähnlich wie bei *Sepia*) verbunden werden.

in den geschilderten langen Hals oder Penis über. Nach hinten läuft sie in eine drüsige Spitze aus, in die das distale Vas deferens (im untersten Viertel der Tasche) einmündet. Das distale Vas deferens ist nicht sehr lang und nur eine kleine Strecke mit der NEEDHAMschen Tasche verwachsen.

Bei geschlechtsreifen Tieren (Fig. 32) ist die NEEDHAMsche Tasche mit den sehr einfach gebauten und nicht sehr regelmäßig gelagerten Spermatophoren prall gefüllt. Sie erhält dadurch eine dickwalzenförmige Gestalt. Am hinteren Ende ist sie in einen kleinen drüsigen Fortsatz ausgezogen, in dem sich stets eine Spermatophore befindet. Das ganze Paket des Leitungsapparates liegt gleichsam in den Hoden eingebettet; die Spitze der NEEDHAMschen Tasche liegt etwas hinter dem Paket der mächtigen Hodenkapsel an. Die accessorische Drüse läßt sich noch sehr wohl mit der von *Sepiola* vergleichen, nur daß die Trennung zwischen Drüsenkörper und Ausführgang nicht mehr so ausgesprochen ist.

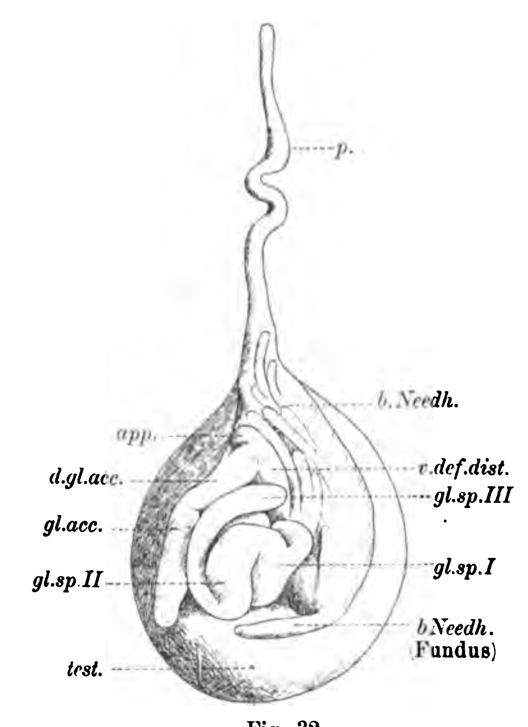


Fig. 32.
Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Eledone moschata*.

Eledone aldrovandi.

Die beiden *Eledone*-Arten scheinen in ihrer Organisation ziemlich verschieden zu sein. Der Leitungsapparat von *Eledone aldrovandi* (Fig. 33) zeigt viel mehr Annäherung an die typischen Octopoden als jener von *Eledone moschata*. Zunächst ist das ganze Paket mehr kugelig. Das proximale Vas deferens beschreibt bei *moschata* nur drei, bei *aldrovandi* zahlreiche Windungen. Die Spermatophorendrüse erinnert durch Verlängerung des ersten und dritten Abschnitts

an gewisse Octopoden. Die accessorische Drüse ist länger als bei *Eledone moschata*, läßt aber immer noch deutlich den eigentlichen Drüsenkörper von dem Ausführgang unterscheiden. Das distale Vas deferens ist noch nicht in dem Grade wie bei den echten Octopoden mit der NEEDHAMschen Tasche verschmolzen. Die letztere zeigt keinerlei Spiralwindung oder Knickung; sie verjüngt sich nach hinten gleichmäßig und zieht in weitem Bogen auf der Oberfläche der

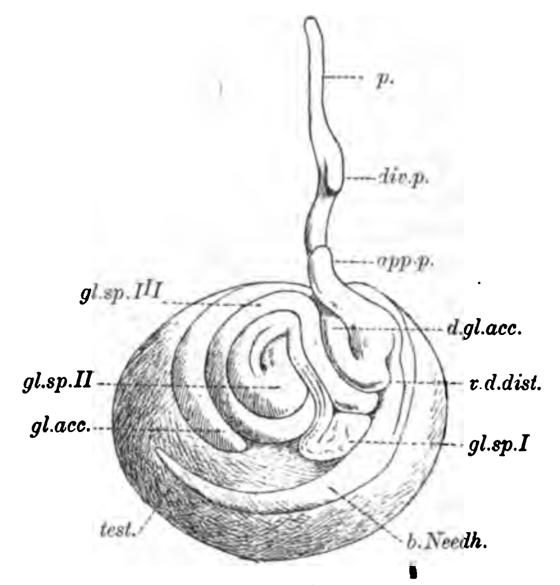


Fig. 33.
Leitungsapparat von *Eledone aldrovandi*.

Hodenkapsel um das Paket herum. Der Penis besitzt im Gegensatz zu *Eledone moschata* ein vollständig ausgebildetes blindsackartiges Divertikel. Es scheint also, daß gewisse Octopodencharaktere sich innerhalb dieser Gattung ausbilden. Indessen deuten die bedeutenden Unterschiede im Bau der Spermatophore darauf hin, daß die beiden Arten verhältnismäßig wenig verwandt sind.

Was *Eledone* von Decapoden vor allem unterscheidet, ist die gewaltige Ausbildung des Halses und der Mangel einer spiraligen Aufwindung der NEEDHAMschen Tasche, sowie der Bau der accessorischen Drüse, die im ausgebildeten Zustand nicht mehr Längsfalten, sondern lauter in die Wand eingesenkte Drüsentubuli besitzt, und das gänzliche Fehlen des Flimmerganges. Dagegen sind die deutliche Sonderung der drei Abschnitte der Spermatophorendrüse,

besonders der Bau des ersten Abschnitts und das Verhalten des distalen Vas deferens, Eigentümlichkeiten, die noch an die Decapoden erinnern.

b. Die eigentlichen Octopoden.

Als typische Vertreter der Octopodenfamilie betrachte ich die Arten der Gattungen *Octopus* und *Scaeurgus*. Von der Gattung *Octopus* untersuchte ich die Leitungswege bei drei Arten, fand sie indessen nicht auffällig verschieden.

Octopus vulgaris.

Bei ganz jungen Exemplaren von *Octopus vulgaris* (Mantellänge $^1/_2$—1 cm) ist die Genitaltasche schon geschlossen und wie bei *Eledone* gegen die Hodenkapsel deutlich abgegrenzt. Der Hoden liegt ziemlich weit hinten (vgl. Fig. 34). Er ist von dem Leitungsweg durch einen Zwischenraum getrennt, der zum Teil dadurch entsteht, daß die Hodenkapsel geräumiger ist als bei den erwachsenen Tieren. Die Spermatophorendrüse und Accessorische Drüse sind noch einfach schlauchförmig, letztere hinten leicht umgebogen. Der Blindsack ist dick, über halb so lang wie die accessorische Drüse; die NEEDHAMsche Tasche nicht ganz so lang wie der Penis, dieser besitzt vorn ein seitliches Divertikel, ist dickwandig und blind geschlossen. Der Umstand, daß das Penisdivertikel schon bei so jungen Tieren an der Oberfläche des Eingeweidesackes, in großer Entfernung von dem übrigen Knäuel liegt und durch einen langen, dünnen Hals von ihm getrennt ist, deutet auf ectodermale Entstehung hin.

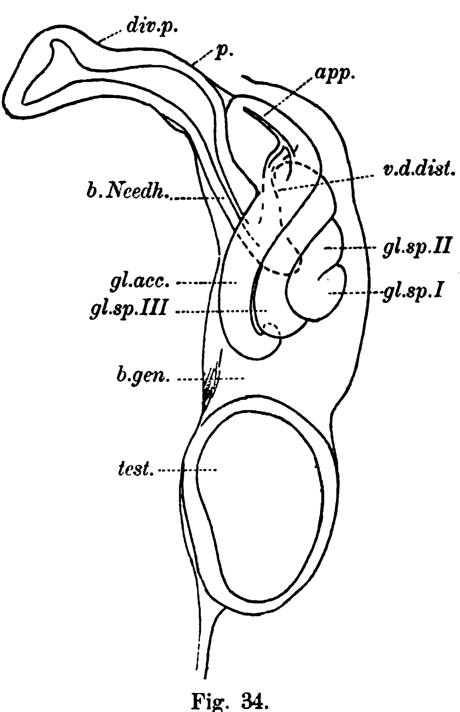


Fig. 34.
Junger Geschlechtsapparat von *Octopus vulgaris*.

Leider besaß ich kein so jugendliches Stadium, um diese Frage lösen zu können; stets bestand ein Zusammenhang zwischen Penis und NEEDHAMscher Tasche.

Bei Exemplaren von $2^1/_2$ cm Mantellänge (Fig. 35) ist der Zwischenraum zwischen Hoden und Leitungsapparat bedeutend verringert. Die Geschlechtsreife ist noch nicht eingetreten, doch sind alle darauf hindeutenden Differenzierungen bereits nachweisbar. Das proximale Vas deferens zeigt eine Ampulle von dick spindel- oder zitronenförmiger Gestalt; es mündet am oberen Ende des Pakets, doch etwas vor dem hinteren Ende der accessorischen Drüse in die Hodenkapsel, mit radiären Falten in diese ausstrahlend. Die Spermatophorendrüse zeigt deutliche Faltenbildung im zweiten Abschnitt. Der dritte Abschnitt ist faltenlos, besitzt aber den vollständig ausgebildeten Wulst. Die accessorische Drüse ist stark verlängert und verhältnismäßig schmal, reicht mit ihrem krummstabförmig gebogenen Ende an die Hodenkapsel heran und überragt das Paket der Spermatophorendrüse um das Doppelte. Der Blindsack ist gestreckt und liegt dem Hals der NEEDHAMschen Tasche an. Die letztere zeigt einen Wulst und reichliche Schrägfalten auf diesem und an den Wänden. Der Penis ist geschlossen; das Divertikel



Fig. 35.
Halberwachsener Leitungsapparat von *Octopus vulgaris*.

zeigt Ansatz zur Faltenbildung. Der Hals ist viel enger als die NEEDHAMsche Tasche und von dieser scharf abgesetzt.

Bei geschlechtsreifen Exemplaren (Fig. 36) hat die Zusammenschiebung aller Teile ihr Maximum erreicht. Der ganze Knäuel des Leitungsapparates ist der großen Hodenkapsel aufgelagert und bildet mit ihr zusammen ein nahezu kugeliges Paket, aus dem nach vorn der Penis entspringt. Die Genitaltasche ist durch Bindegewebe äußerlich so fest mit der Hodenkapsel verbunden, daß sie mit ihr ein Ganzes zu bilden scheint. In Wirklichkeit ist die Trennung

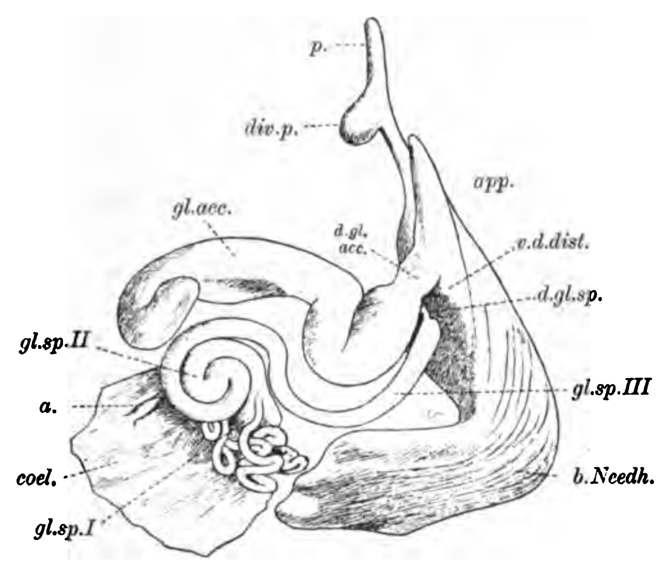


Fig. 36.
Geschlechtsreifer Leitungsapparat von *Octopus vulgaris*. *coel*, Cölomwand, *a*, Ampulle.

beider Räume stets eine vollständige. Das proximale Vas deferens ist sehr lang und mannigfach aufgeknäuelt; es beginnt mit einer kleinen Erweiterung. Bevor es in den ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse einmündet, läuft es ein Stück an ihm entlang. Die Spermatophorendrüse ist regelmäßig in einer Ebene gelagert und zeigt daher sehr deutlich die S-förmige Figur. Der erste Abschnitt ist keulen- oder birnförmig und durch reichliche Oberflächenvergrößerung im Inneren fast massiv. Er läßt eine deutliche Zweiteilung nicht erkennen und verschmälert sich beträchtlich vor dem Übergang in den zweiten Abschnitt. Dieser besitzt einen großen Wulst, der mit schräg laufenden Falten ausgestattet ist, während die gegenüber

liegende Wand des Kanals faltenlos ist. Der Wulst begleitet auch den ganzen dritten Abschnitt, ist aber hier glatt. Die Abschnitte sind, da sie unter sich fast gleiches Kaliber haben, äußerlich wenig gesondert. Der dritte ist etwa viermal so lang wie der zweite, dieser doppelt so lang wie der erste. Der Ausführgang der Spermatophorendrüse hat sehr viel geringeren Durchmesser, unregelmäßige Längsfalten und keinen Wulst. Er biegt scharf nach hinten um und legt sich der accessorischen Drüse an, zieht ein Stück an ihr entlang und mündet dann von unten her in sie ein. Auf der mit ihr verwachsenen Strecke ist er mit eigentümlichen Drüsenschläuchen besetzt, auf deren Bau in dieser Arbeit nicht eingegangen werden soll. Von einem Flimmergang ist keine Spur vorhanden. Die accessorische Drüse ist dick, lang cylindrisch und etwas abgeflacht, mit kurzem, deutlich abgesetztem, flachen Ausführgang nach dem Blindsack zu. Sie beschreibt, von der Mündungsstelle an gerechnet, zunächst einen nach vorn offenen Bogen, dessen Hälften sich aneinander schmiegen, biegt dann nach rechts um, verläuft eine Strecke weit gerade oder in leichtem Bogen um das Paket der Spermatophorendrüse herum schräg nach hinten. Das blinde Ende ist nach innen (links) zurückgeschlagen. Im Ausführgang findet sich ein Wulst, der den umkehrenden Spermatophoren ihren Weg anweist. Die Drüse selbst besitzt stark verdickte Wände, welche aus eingesenkten Drüsenschläuchen bestehen und nur ein enges Lumen, das aber die ganze Drüse durchzieht, frei lassen. Der Blindsack ist etwa so lang oder wenig kürzer wie der Penis, reicht aber natürlich nicht so weit nach vorn wie dieser, sondern liegt dem oberen Fünftel der NEEDHAMschen Tasche und einem Teil des Penishalses eng an. Er ist nach vorn stark verschmälert und zugespitzt, und läuft in ein Ligament aus. Weiter unten verschmilzt das distale Vas deferens mit der Wand der NEEDHAMschen Tasche. Die letztere ist etwa dreimal so lang wie der Penis und von ihm scharf abgesetzt. Sie hat, mit Spermatophoren gefüllt, den fünf- bis sechsfachen Durchmesser des Penis und ist an ihrem blinden Ende in drei unregelmäßige kurze Zacken ausgezogen, von denen die hinterste die größte zu sein pflegt. Sie besitzt einen großen, mit Längsfalten dicht besetzten Wulst, der den Überrest einer ursprünglichen Spiralwindung darstellt, und an dem die Spermatophoren, die durch das Vas deferens eintreten, seitlich entlang wandern müssen, ehe sie die Tasche verlassen können. Die ganze NEEDHAMsche Tasche ist in der Mitte rechtwinklig geknickt und bedeckt mit dem umgeschlagenen Ende

einen Teil des Pakets der Spermatophorendrüse. Der Penis ist eng cylindrisch und hat in halber Höhe ein rundliches Divertikel. Die NEEDHAMsche Tasche ist da, wo der Penis abgeht, leicht nach vorn vorgewölbt, so daß der Penis eigentlich nicht genau an ihrem vorderen Ende entspringt, sondern etwas unterhalb. Daher können die Spermatophoren für gewöhnlich nicht in den Penis gleiten, sondern nur, wenn die NEEDHAMsche Tasche durch Contractionen verengert wird. Der Penis ragt ganz in die Mantelhöhle vor, ist jedoch von der Epidermis überzogen und dadurch der Länge nach festgeheftet. Er scheint seine Öffnung erst bei der Begattung zu erhalten. Die Zahl der Spermatophoren ist beim einzelnen Tier sehr groß.

Octopus defilippii.

Von *Octopus defilippii* lagen mir nur erwachsene geschlechtsreife Stücke vor. Es scheint, daß diese Art nur zur Fortpflanzungszeit an die Küsten kommt und sonst in der Tiefe des Meeres am Grunde lebt. Für das letztere würde auch sprechen, daß sie auch an den Küsten schlammigen Grund aufsucht und gern flach ausgebreitet auf dem Sande liegt, während *Octopus vulgaris* felsige Ufer bevorzugt. Die Männchen werden bedeutend häufiger gefangen als die Weibchen, indessen weiß ich nicht, ob man daraus einen Schluß auf das tatsächliche Zahlenverhältnis der Geschlechter ziehen kann. Die Art ist viel kleiner als *Octopus vulgaris*: Die größten Stücke, die ich erhielt, maßen ungefähr $6^1/_2$ cm (Mantellänge).

Der Bau des Leitungsapparates ist im wesentlichen derselbe wie bei *Octopus vulgaris*. Das proximale Vas deferens (Fig. 37) beginnt mit einer flaschenförmigen Ampulle und ist viel länger als die Spermatophorendrüse. Der erste Abschnitt der letzteren ist breiter als lang, ein Verhalten, das nicht wundernehmen kann, wenn man ihn als das Verschmelzungsprodukt der beiden Schenkel auffaßt, aus denen er sich bei den Decapoden zusammensetzt. Der erste Abschnitt erhält dadurch den Charakter einer dem Leitungswege anhängenden accessorischen Drüse, ein Zustand, der schon bei *Sepiola* angebahnt wird, und der mit der allmählichen Rückbildung des ersten Abschnitts im Zusammenhang steht. Der zweite und dritte Abschnitt sind wenig geschieden. Der zweite ist nur schwach erweitert und besitzt keine deutlichen Falten. Der dritte ist nicht ganz dreimal so lang wie der zweite. Im zweiten Abschnitt liegt fast regelmäßig eine in der Bildung begriffene Spermatophore. Der Ausführgang

der Spermatophorendrüse gleicht dem von *Octopus vulgaris*. Die accessorische Drüse ist so lang wie die NEEDHAMsche Tasche, flach keulenförmig, in ihrer hinteren Hälfte reichlich doppelt so dick als am Anfang, am Ende ist sie eingerollt. Sie beschreibt die gleiche Figur wie bei *Octopus vulgaris*, doch weniger ausgesprochen. Der Blindsack reicht nicht ganz bis zur Wurzel des Penis und liegt dem oberen Drittel der NEEDHAMschen Tasche an. Die letztere ist vom Penis scharf abgesetzt, dick und wie bei *Octopus vulgaris* rechtwinklig geknickt. Das umgeschlagene Stück ist leicht abgeflacht. Mit der Knickung der NEEDHAMschen Tasche ist wie bei *Octopus vulgaris* eine Drehung verbunden, so daß die Oberseite des umschlagenen Stückes die Fortsetzung der dorsalen Wand der Tasche darstellt. Die unterste Region der Tasche ist da, wo das distale Vas deferens mit ihr verschmilzt, drüsiger Natur. Ich möchte auf die Bedeutung dieser Drüse, die sich bei allen Octopoden findet, in meiner Darstellung der Spermatophorenentwicklung näher eingehen. Die NEEDHAMsche Tasche von *Octopus defilippii* enthält verhältnismäßig wenig Spermatophoren; ich zählte deren etwa 12. Der Penis ist über halb so lang wie die NEEDHAMsche Tasche und hat ein rundliches Divertikel auf halber Höhe.

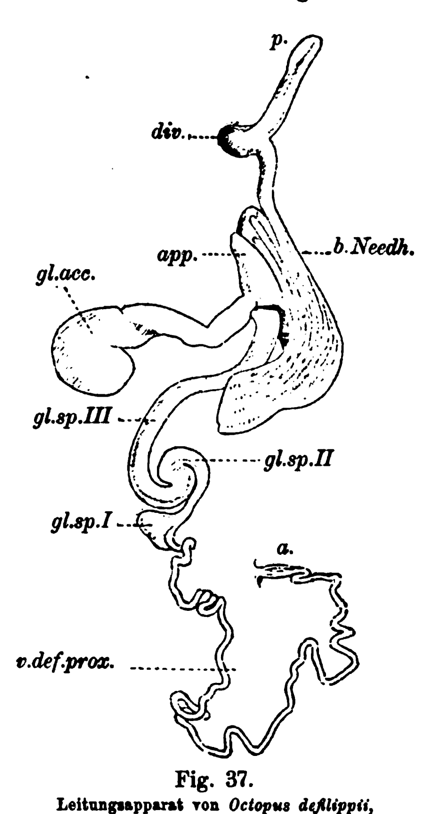


Fig. 37.
Leitungsapparat von *Octopus defilippii*, auseinandergelegt.

Octopus macropus.

Bei *Octopus macropus* ist, wie aus Fig. 38 ersichtlich, die Lagerung aller Teile nicht so regelmäßig, wie bei den vorhergenannten Arten. Das proximale Vas deferens ist sehr lang und beginnt mit einer kleinen, länglichen Ampulle. Die Spermatophorendrüse ist ebenfalls lang und von gleichmäßigem Kaliber. Der erste Abschnitt ist kurz,

undeutlich birnförmig. Der zweite Abschnitt ist doppelt so lang wie der erste, der dritte über dreimal so lang wie der zweite. Der dritte Abschnitt überragt die Abgangsstelle des Ausführganges in Gestalt eines kurzen, stumpfen Blindsackes (Fig. 39). Die accessorische Drüse ist länger wie die NEEDHAMsche Tasche, am Ende eingerollt und etwas verdickt. Der Blindsack ist kurz und undeutlich, eng an das

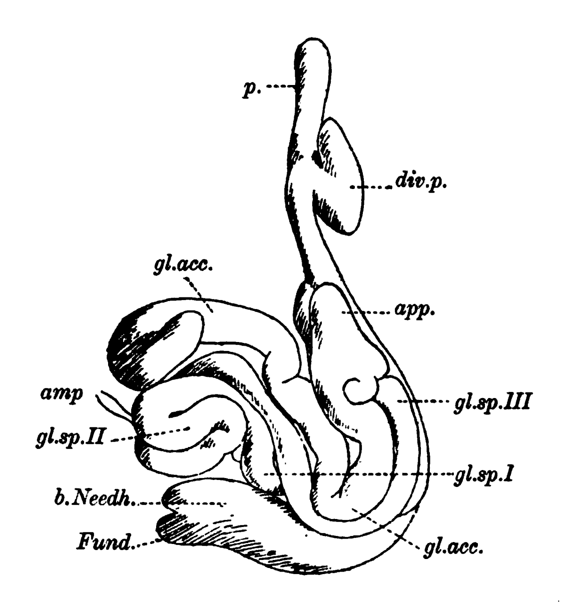


Fig. 38.
Lagerung der Teile des Leitungsapparates von *Octopus macropus.*

vordere Fünftel der NEEDHAMschen Tasche angeschmiegt. Die letztere ist lang, deutlich geknickt, unterhalb des Knicks drüsig und etwas erweitert. Sie läuft am hinteren Ende in einen kurzen verschmälerten Blindsack aus, der nicht ganz am Ende entspringt, so daß die Tasche dadurch leicht zweispitzig erscheint. Etwas unterhalb des vorderen Endes der Tasche entspringt der cylindrische und höchstens halb so dicke muskulöse Penis, der länger als bei *Octopus vulgaris* ist und ein sehr großes Divertikel besitzt. Dieses Divertikel ist offenbar aus einem Knoten oder aus einer Schlinge des Penis hervorgegangen (Fig. 40). Der Penis enthält in seiner distalen Hälfte mit großer Regelmäßigkeit eine Spermatophore, deren orale Hälfte kreisförmig zusammengebogen in dem Divertikel liegt (Fig. 41). Nach außen war bei allen untersuchten Exemplaren der Penis geschlossen. An der Stelle, wo offenbar die Mündung entsteht, befand sich in einigen

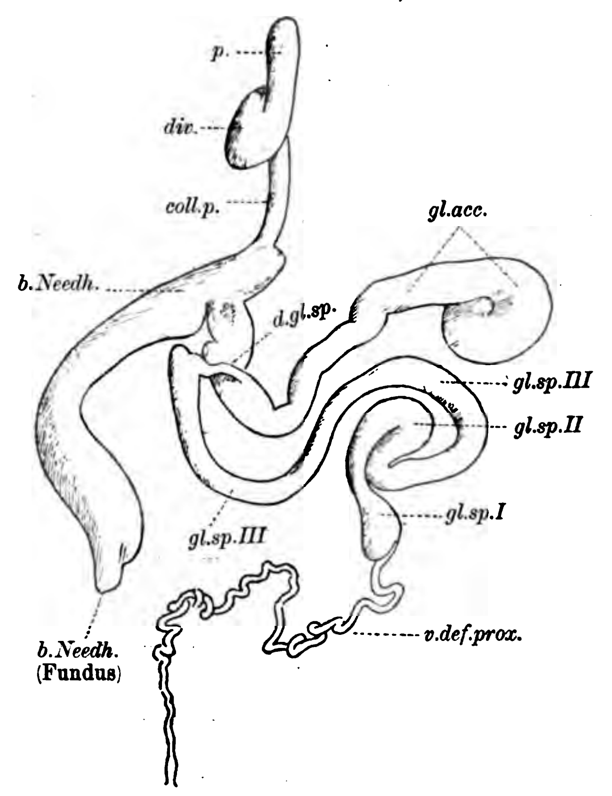
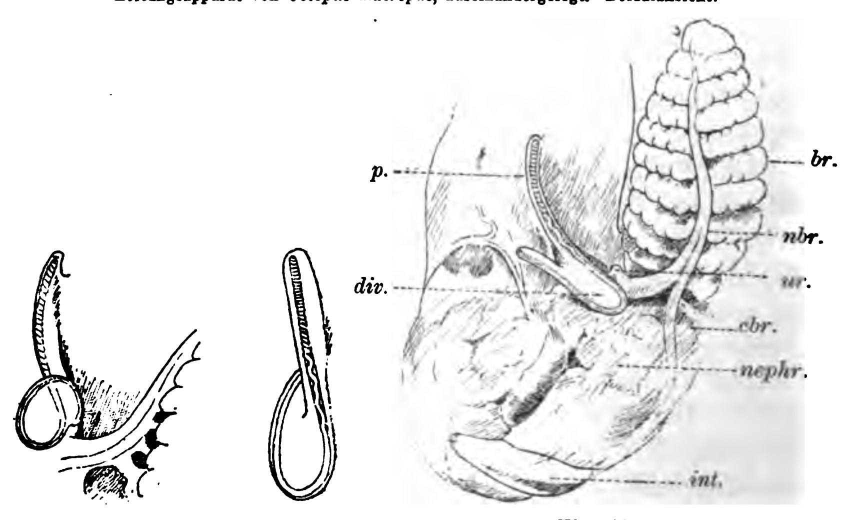


Fig. 39.
Leitungsapparat von *Octopus macropus*, auseinandergelegt. Dorsalansicht.



Fig, 40.
Zwei Skizzen des Penisdivertikels von *Octopus macropus*.

Fig. 41.
Situsbild des Penisdivertikels bei *Octopus macropus*.

Fällen eine Chromatophore. Die NEEDHAMsche Tasche enthält nur fünf bis neun Spermatophoren.

Scaeurgus.

Die Gattung *Scaeurgus* schließt sich im Bau des Leitungsapparates eng an *Octopus* an.

Von *Scaeurgus tetracirrus* untersuchte ich zwei Exemplare, die beide erwachsen, aber nicht geschlechtsreif waren (Fig. 42).

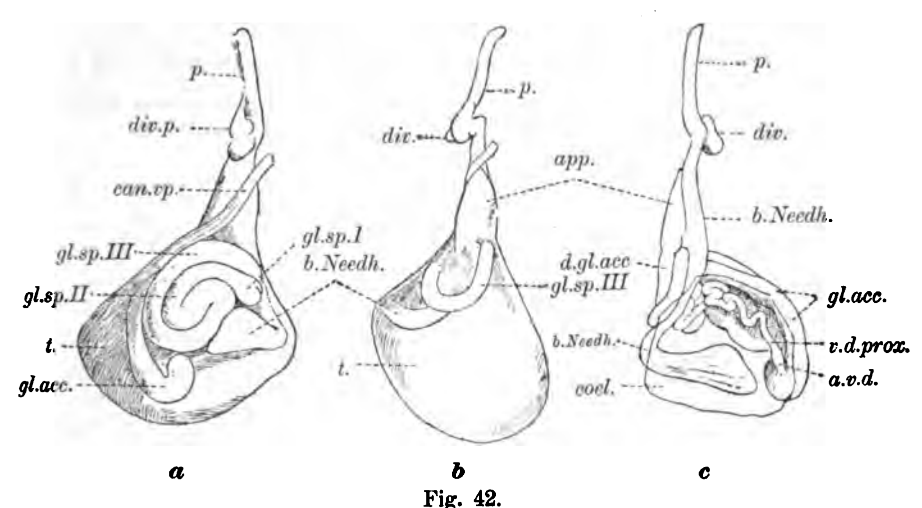


Fig. 42.
Leitungsapparat von *Scaeurgus tetracirrus*. *a*, ventral, *b*, lateral, *c*, dorsal (nach Hinwegnahme des Hodens).

Das proximale Vas deferens ist wie bei *Octopus* lang-cylindrisch, locker aufgeknäuelt und beginnt mit einer deutlich längsgefalteten, spindelförmigen Ampulle. Der erste Abschnitt ist sehr klein und zeigt reichliche Faltenbildung. Der zweite und dritte Abschnitt sind nicht deutlich voneinander abgesetzt, und vollkommen faltenlos. Der ebenfalls glatte Wulst durchzieht sie überall in ungefähr gleicher Dicke. Die accessorische Drüse ist gerade gestreckt, lang-cylindrisch, so lang wie die NEEDHAMsche Tasche; sie ist ohne Faltenbildung von einer einzigen glatten Zellschicht ausgekleidet; nur in der Nähe des blinden, hakenförmig umgebogenen Endes beginnt eine Oberflächenvergrößerung durch kleine Vorsprünge der Wand, die Einsenkungen zwischen sich lassen. Ich vermute, daß sie bei geschlechtsreifen Tieren eine ähnliche Differenzierung erfährt wie bei *Octopus*. Der Blindsack ist wie bei *Octopus* ausgebildet; das distale Vas

deferens ist sehr kurz, mündet ins vordere Viertel der NEEDHAMschen Tasche und ist mit ihr verwachsen. Die NEEDHAMsche Tasche ist über dreimal so lang wie der Penis und deutlich von ihm abgesetzt; sie überragt seine Ursprungsstelle wie bei *Octopus* in Gestalt eines stumpfen Blindsackes. Die Tasche ist etwa in der Mitte ziemlich scharf, doch nicht rechtwinklig umgebogen. Im vorderen Teil von beträchtlichem Durchmesser und mit dickem Wulst versehen, verschmälert sie sich nach hinten zu, bildet dann einen scharfen Bogen nach rechts, indem sie sich gleichzeitig noch mehr verjüngt, und erweitert sich plötzlich zu einem etwa dreieckigen Gebilde, während gleichzeitig der Wulst und die gegenüberliegenden Wände sich mit zahlreichen Falten bedecken. Der Penis hat ein deutliches Divertikel. Er war bei beiden Exemplaren nicht geschlossen.



Fig. 43.
Situsskizze des Leitungsapparates von *Scaeurgus unicirrus*.

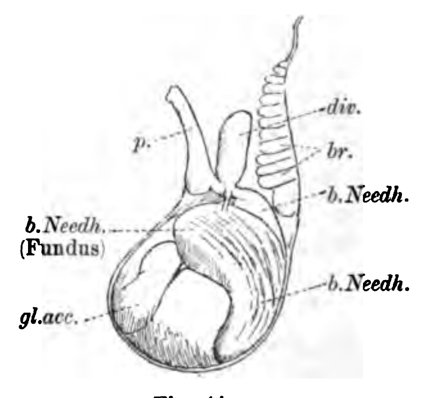


Fig. 44.
Leitungswege von *Scaeurgus unicirrus* in situ.

Von *Scaeurgus unicirrus* erhielt ich zwei geschlechtsreife Stücke, von denen ich eines lebend untersuchen konnte. Bei diesem frischen Exemplar fand ich den Eingeweidesack pigmentiert, was mich an das Verhalten der Hectocotyliferen erinnerte (Fig. 43).

Proximales Vas deferens und Spermatophorendrüse zeigen keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Octopus* (Fig. 46). Die S-förmige Figur ist sehr deutlich, der dritte Abschnitt etwa dreimal so lang wie der zweite, sechsmal so lang wie der erste Abschnitt. Die accessorische Drüse ist lang-cylindrisch, nach hinten nicht auffällig verdickt. Die NEEDHAMsche Tasche ist vom Penis scharf abgesetzt, nach unten zu nur wenig verschmälert. Sie knickt ungefähr in der Mitte ihres Verlaufes so vollständig um, daß ihr Ende ungefähr die

gleiche Richtung wie der Penis bekommt (Fig. 45). Dadurch werden einige Verschiebungen in der Lagerung der übrigen Teile bedingt. Das Penisdivertikel ist auffällig groß und cylindrisch (etwa 1 cm lang) (Fig. 44—46). Der Penis ist in der distalen Hälfte leicht verdickt.

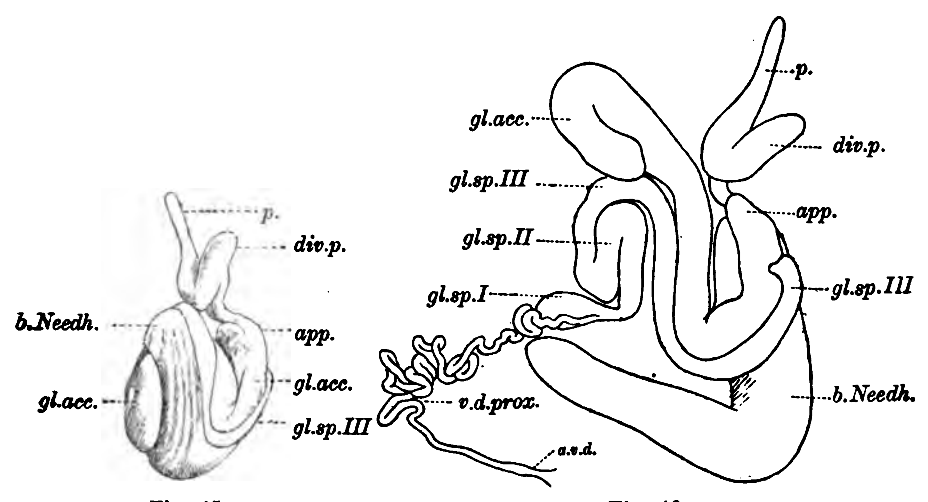


Fig. 45.
Leitungswege von *Scaeurgus unicirrus* in situ.

Fig. 46.
Skizze des Leitungsapparates von *Scaeurgus unicirrus* (auseinandergelegt). Ventralansicht.

Die Eigentümlichkeiten der Octopoden.

Es erscheint mir nicht unzweckmäßig, hier kurz noch einmal die Charakteristika des typischen Octopoden-Leitungsapparates zusammmenzufassen:

1) Das proximale Vas deferens beginnt mit einer ampullenförmigen Erweiterung, es ist lang-cylindrisch und locker aufgeknäuelt.

2) Die Spermatophorendrüse ist schlauchförmig, nur der erste Abschnitt einigermaßen deutlich abgesetzt.

3) Ihr Ausführgang ist mit den Schläuchen einer tubulösen Drüse besetzt und liegt der accessorischen Drüse (Rangierdrüse) eng an.

4) Der Flimmerkanal fehlt vollständig.

5) Die accessorische Drüse ist lang-cylindrisch bis flachkeulenförmig, nie mit Längsfalten, sondern in der Regel mit zahlreichen, in die Wand eingesenkten Drüsentubuli ausgestattet.

6) Der Blindsack ist kleiner als bei den Decapoden und liegt eng dem vorderen Teil der Needhamschen Tasche an.

7) **Das distale Vas deferens** ist mehr oder weniger vollständig mit der Wand der NEEDHMschen Tasche verschmolzen.

8) Die NEEDHAMsche Tasche ist meist rechtwinklig umgeknickt und über das Paket der übrigen Leitungswege geschlagen. Sie nimmt in ihrer hinteren Partie drüsige Beschaffenheit an.

9) Der Penis, der bei den Decapoden fehlt oder wenigstens nicht deutlich ist, bildet auf halber Höhe ein Divertikel, das meist eine Spermatophore enthält.

c. Hectocotyliferen.

Von den Octopoden im engeren Sinne trennen wir die eigentümliche Familie der Hectocotyliferen, der Formen, bei denen es zu einer Ablösung des hectocotylisierten Armes kommt. Diese Gruppe wird in den europäischen Meeren durch drei Arten vertreten: *Ocythoë tuberculata*, *Argonauta argo* und *Tremoctopus violaceus*. Das Männchen der letztgenannten Art ist nur sehr selten gefangen worden, während *Argonauta* und *Ocythoë* leichter zu erhalten sind. Es sind denn auch nur diese beiden Arten von mir untersucht worden.

Ocythoë tuberculata.

Wir sind berechtigt, *Ocythoë* als den den Octopoden näherstehenden Typus anzusehen. Bevor ich indessen zu einer Schilderung des Leitungsapparates dieser interessanten Form übergehe, möchte ich daran erinnern, daß sie in der Literatur bald als »*Octopus*« oder »*Tremoctopus*«, bald als »*Parasira catenulata*«, bald als »*Philonexis carenae*«, kurz im ganzen unter 16 verschiedenen Namen aufgeführt wird, wie es bei Tieren mit zerstreutem Vorkommen und stark ausgeprägtem Sexualdimorphismus passieren kann. Erst die Monographie JATTAS brachte Klärung in das Chaos und stellte fest, daß ihr nach dem Prioritätsgesetz der Name »*Ocythoë tuberculata* Rafinesque« zukommt.

Im Vergleiche mit den viel kleineren und bedeutend selteneren *Argonauta*-Männchen mußte das Männchen dieser Art von jeher das geeignetste Objekt zum Studium der Hectocotylisation darbieten, und im Anschluß daran sind auch die männlichen Geschlechtsorgane von mehreren Forschern eingehender untersucht worden. VOGT und VERANY waren es, die zuerst eine ausführliche Beschreibung gaben, auf die ich jedoch nicht näher eingehen will, da die großen Irrtümer dieser Arbeit schon im folgenden Jahre von LEUCKART aufgedeckt wurden. Um so mehr verdient die Untersuchung des letztgenannten

Forschers alle Anerkennung. Seine Abbildung des Leitungsapparates ist fast einwandsfrei, nur die Deutung einzelner Teile konnte nicht zutreffend sein, da er nicht über genügendes Vergleichsmaterial verfügte. Den von VOGT als »reservoir commun« beschriebenen Anhang beschreibt er ziemlich richtig, hält aber das zu einem langen Schlauch ausgezogene Ende für ein Ligament. Den Anhang selbst bezeichnet er als Prostata, da er histologisch mit der Prostata (accessorische Drüse) übereinstimme. »Die Zweizahl der Prostataschläuche, schreibt er, scheint überhaupt bei den Cephalopoden die Regel zu sein.« Die Einmündungsweise der Drüsen hat er nicht weiter untersucht, das kleine seitliche Röhrchen des Spermatophorensackes übersehen; auch die ventrale Lage des letzteren ist ihm nicht aufgefallen. Er kommt demnach zu dem sehr richtigen Resultat, daß »*Octopus carenae* sich durch den Bau der Geschlechtsorgane ohne alle wesentliche Differenzen an die übrigen Cephalopoden und namentlich an die übrigen Arten des Genus *Octopus* anschließt«.

Sehr viel später, im Jahre 1882, wurden diese Verhältnisse von J. BROCK in durchaus selbständiger Weise nachuntersucht. BROCK kommt zu dem Ergebnis, daß *Ocythoë* hinsichtlich des Leitungsapparates von allen übrigen Formen fundamental verschieden sei. Die NEEDHAMsche Tasche hält er für das (proximale) Vas deferens, das »nach Bau und Lage dem einzigen der übrigen Cephalopoden ganz homolog sei«; in dem eigentlichen Vas deferens entdeckt er ein höchst eigentümlich gebautes zweites Vas deferens, das, wie er schreibt, »nicht nur als solches, sondern auch seinem Bau nach bis jetzt allein dasteht«. Kurz, wegen dieses Gegensatzes zu allen übrigen Formen, »der LEUCKART eigentümlicherweise verborgen blieb«, bezeichnet er *Ocythoë* als »eines der größten Rätsel, welche die Cephalopodenmorphologie bietet«.

Befand sich BROCK mit seiner Entdeckung des zweiten Vas deferens, das sogleich seinen Siegeszug durch die Lehrbücher antrat, in einem bedauerlichen Irrtum, so ist es sein Verdienst, auf Lage und Bau des Spermatophorensackes aufmerksam geworden zu sein, die ihm um so rätselhafter sein mußten, als ihm der Schlüssel zum Verständnis fehlte.

In der nachfolgenden Darstellung hoffe ich eine befriedigende Erklärung dieser Verhältnisse geben zu können. Ich möchte nur voraus bemerken, daß sich nach meiner Ansicht *Ocythoë* durchaus ungezwungen den Octopoden anreihen läßt. Dementsprechend werde ich den Leitungsapparat in der gewohnten Weise beschreiben,

indem ich für die Teile die bisher gebrauchten Bezeichnungen anwende.

Die Hauptmasse des Leitungsapparates von *Ocythoë* liegt dorsal von den Kiemengefäßen und wird daher größtenteils durch die Venenanhänge verdeckt. Sie bildet mit der Hodenkapsel zusammen ein ungefähr keulenförmiges Paket, das sich nach vorn verschmälert und schließlich in das Spermatophorenreservoir übergeht, welches sich ventral von den Kiemengefäßen befindet (Fig. 47). Der gesamte Geschlechtsapparat ist also, wie schon VOGT sich treffend ausdrückt, an den Kiemengefäßen wie an einer Wäscheleine aufgehängt. Man wird also, wenn man das Spermatophorenreservoir nach vorn

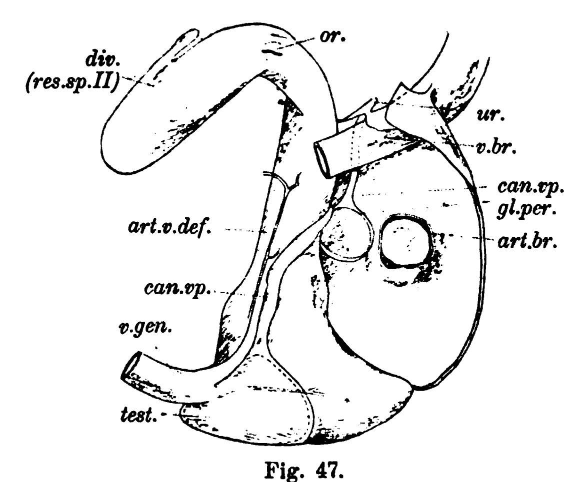


Fig. 47.
Situsskizze des Leitungsapparates von *Ocythoë tuberculata.*

umklappt, zunächst auf die mit Venenanhängen besetzte Kiemenarterie und unter dieser auf die Kiemenvene stoßen. Erst nach Durchschneidung dieser Gefäße erblickt man den Leitungsapparat etwa in der durch Fig. 47 leicht schematisierten Lage. Aus der Hodenkapsel entspringend, zieht von rechts nach links, schräg über das ganze Paket, das hier sehr dicke linke Wassergefäß nach dem linken Kiemenherzanhang, um von dort nach der Nierenpapille weiter zu verlaufen. Die letztere ist, obwohl sie zu dem ventral gelegenen Harnsack gehört, sekundär so verlagert, daß sie sich hinter den Leitungsapparat geschoben, also eine nahezu dorsale Lage eingenommen hat. Ich lege besonderen Wert darauf, die Existenz dieses linken Wasserkanals zu betonen, da BROCK sie im Gegensatz zu LEUCKART entschieden in Abrede gestellt hatte. *Ocythoë* sollte mit *Argonauta*

das völlige Fehlen der Wasserkanäle gemein haben. Es ist mir allerdings nicht gelungen, die Wasserkanäle bei *Argonauta* aufzufinden; auch scheint es, daß bei *Ocythoë* der rechte Kanal tatsächlich fehlt. Um so stärker ist aber der linke ausgebildet, und der Umstand, daß der Wasserkanal gerade auf der Seite, wo der Genitalapparat liegt, in der Octopodengruppe stets eine stärkere Entwicklung zeigt, deutet auf irgend welche funktionelle Beziehungen hin.

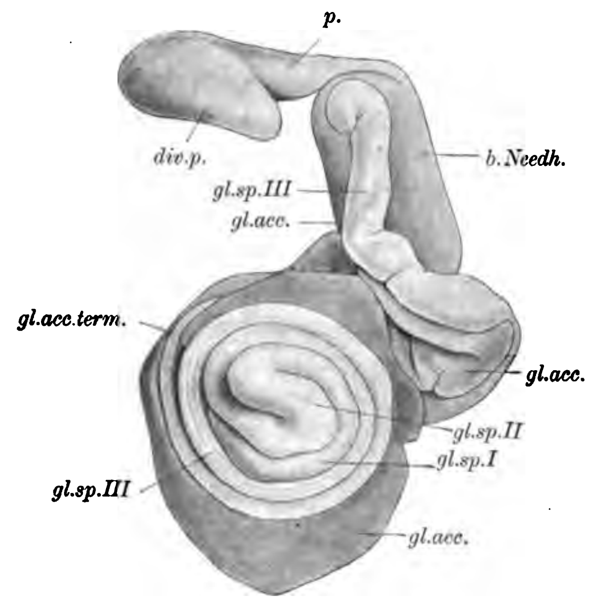


Fig. 48.
Leitungsapparat von *Ocythoë tuberculata* in natürlicher Lagerung.

Der eigentliche Leitungsapparat ist, soweit der Situs in Betracht kommt, ziemlich variabel und hat ein äußerst verwickeltes Aussehen, so daß es bei jedem neuen Tier, das man öffnet, schwierig ist, sich sofort zu orientieren (Fig. 48 u. 49). Das proximale Vas deferens liegt in mannigfachen Windungen der Hodenkapsel an. Es beginnt mit einer großen flaschenförmigen Ampulle, die zahlreiche, radiäre Längsfalten besitzt und im Durchmesser der Spermatophorendrüse fast gleichkommt, während es in seinem weiteren Verlauf nur etwa den halben Durchmesser erreicht. Die Spermatophorendrüse ist außerordentlich verlängert. Die S-förmige Figur ist meist gut erkennbar, ein Umstand, der darauf hindeutet, daß es nicht so sehr der zweite als vielmehr der erste und dritte Abschnitt sind, die an dieser Ver-

längerung beteiligt sind, wie wir schon bei *Eledone aldrovandi* angebahnt finden. In der Tat wird der zweite Abschnitt von dem dritten nicht nur einmal, wie bei den übrigen Octopoden, sondern dreimal umkreist, ehe der dritte nach vorn zur accessorischen Drüse geht. Der erste Abschnitt, der sonst stets mit den beiden übrigen in einer Ebene liegt, ist bei *Ocythoë* aus dieser Ebene zum Teil

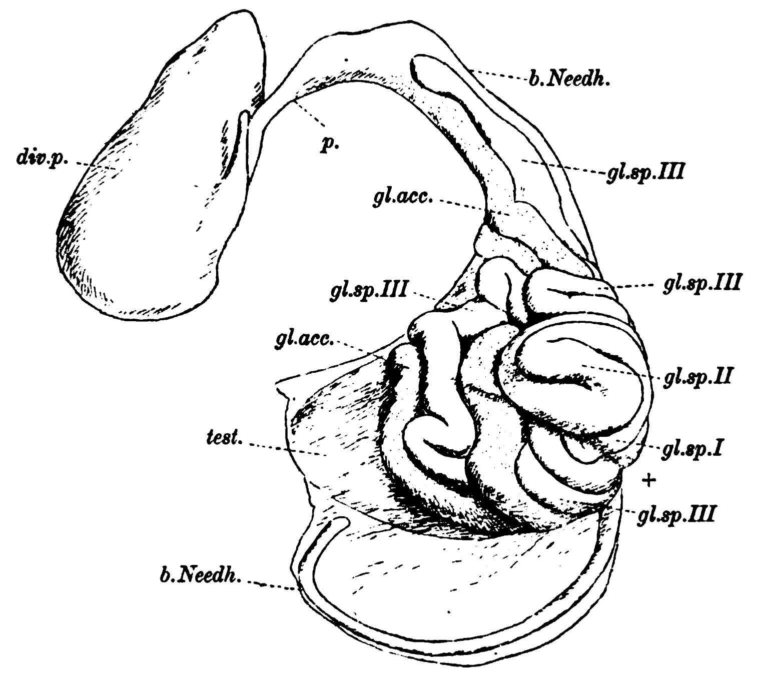


Fig. 49.

Situs des Leitungsapparates von *Ocythoë tuberculata*. Die Needhamsche Tasche ist bei + mit einem Teil der Wand der Genitaltasche nach hinten zurückgeschlagen. Die accessorische Drüse zum Unterschied von der Spermatophorendrüse grau gehalten.

herausgedrängt und mit dem proximalen Vas deferens zusammen unter das Paket des zweiten und dritten Abschnitts geschoben worden. Alle drei Abschnitte sind äußerlich sehr wenig voneinander abgesetzt. Der dritte scheint lange parallele Längsfalten zu besitzen, die durch die Außenwand durchschimmern. Die ganze Spermatophorendrüse stellt einen Schlauch von fast gleichmäßigem Kaliber dar, der die accessorische Drüse anderthalbmal an Länge übertrifft. Zwei Drittel ihrer Gesamtlänge, die natürlich individuell verschieden sein kann, kommt auf den dritten Abschnitt, ein Verhältnis, das bei allen Octopoden ziemlich konstant zu sein scheint. Die accessorische Drüse

ist ebenfalls auffällig lang, doppelt so lang wie die gleichfalls sehr gestreckte NEEDHAMsche Tasche. Sie erlaubt keine scharfe Scheidung in Ausführgang und Drüse (Fig. 50). Die vorderen zwei Drittel haben sehr viel geringeren Durchmesser als der eingerollte Endabschnitt, sind indessen in ihrer ganzen Ausdehnung drüsiger Natur. Zu den bei *Octopus* beobachteten Biegungen des Schlauches, die auch hier nachweisbar sind, kommen infolge der Verlängerung des ganzen Organs noch andre hinzu. Die accessorische Drüse schiebt sich nun in mehrfachen Windungen zwischen die beiden Pakete des proximalen Vas deferens und der Spermatophorendrüse hinein, diese nach außen etwas überragend. Die Einmündung der Spermatophorendrüse in die accessorische Drüse findet auch hier in der Weise statt, daß der Ausführgang ein Stück an ihr entlang läuft und erst dann in sie mündet (Fig. 51). Indessen scheint der Ausführgang die drüsigen Anhänge, die sich bei *Octopus* fanden, nicht zu besitzen. Der Blindsack ist nur sehr klein und geradezu rudimentär zu nennen. Er liegt dem obersten Teil der NEEDHAMschen Tasche eng an, läßt indessen immer noch einen aufsteigenden und einen absteigenden Schenkel des distalen Vas deferens unterscheiden, von denen letzterer allerdings sogleich mit der NEEDHAMschen Tasche verschmilzt (Fig. 52).

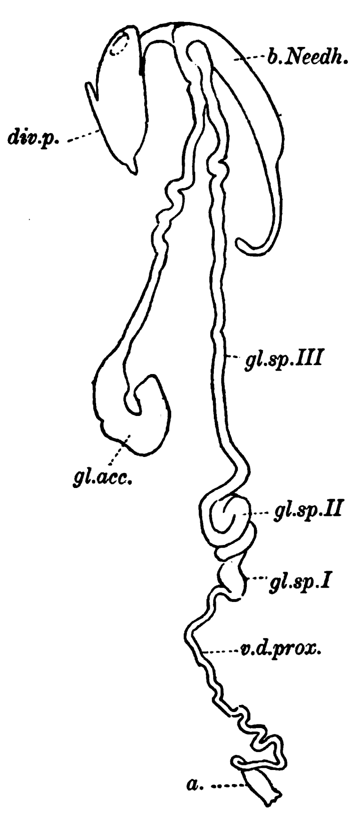


Fig. 50.
Leitungsapparat von *Ocythoë*, auseinandergelegt.

Immerhin scheint mir die Richtung der Spermatophore dadurch derartig bestimmt zu werden, daß eine doppelte Umkehr auch bei *Ocythoë* notwendig eintreten muß. Das distale Vas deferens führt in eine NEEDHAMsche Tasche, die insofern einen etwas ungewohnten Anblick darbietet, als sie in ihrer ganzen Ausdehnung drüsiger Natur ist. Sie stellt einen lang-cylindrischen, ziemlich weiten Drüsensack dar, der am hinteren Ende noch einen langen viel engeren Schlauch ent-

sendet, der im Bogen über das Paket der übrigen Leitungswege hinwegzieht und sich schließlich immer an der Wand der Genital-

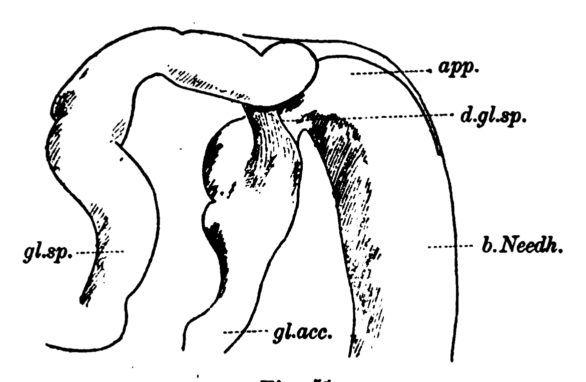


Fig. 51.
Skizze der Einmündung des Ausführganges der Spermatophorendrüse bei *Ocythoë*

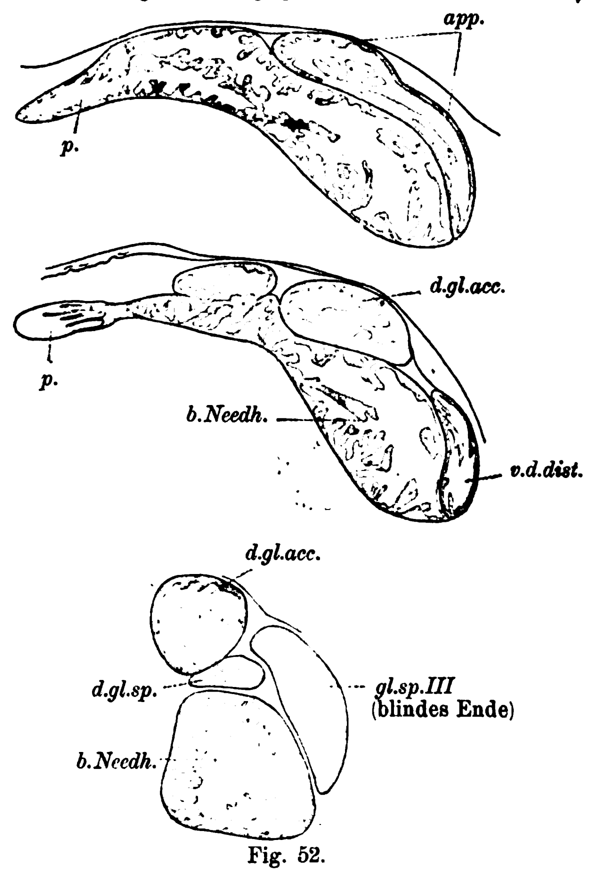


Fig. 52.
Schnittbilder zur Erläuterung des Blindsackes bei *Ocythoë tuberculata.*

tasche entlang ziehend, der Hodenkapsel nähert. Aus der Lage zu den übrigen Organen (Fig. 50) geht unzweifelhaft hervor, daß es sich tatsächlich um die NEEDHAMsche Tasche handelt. Auch würde sich das Homologon des blinden Endschlauches bei *Octopus macropus* in Gestalt des oben erwähnten kleinen Vorsprunges finden lassen. Den Charakter eines Spermatophorenreservoirs scheint das Organ hier ganz verloren zu haben; es ist ein Funktionswechsel eingetreten,

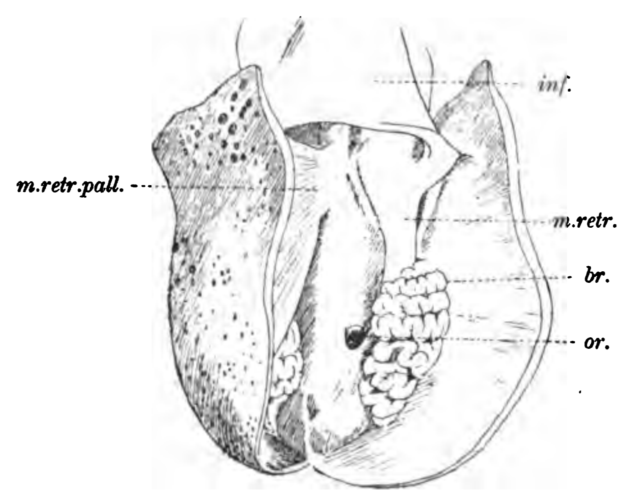


Fig. 53.
Lage der Geschlechtsöffnung bei *Ocythoë tuberculata.*

der schon bei den Octopoden dadurch eingeleitet ist, daß ein Teil der NEEDHAMschen Tasche drüsige Funktionen übernahm. Es ergibt sich daraus, daß das Spermatophorenreservoir von *Ocythoë* dem der übrigen Octopoden nicht homolog ist. In der Tat zeigt es einen Bau, der von dem der NEEDHAMschen Tasche grundverschieden ist. Es ist im ungefüllten Zustand klein, oval bis kurz flaschenförmig, gerundet und leicht abgeplattet und sehr muskulös. Auf der einen Seite ist es in ein hinten abgehendes und gerade nach vorn ragendes, blind geschlossenes Röhrchen ausgezogen, auf der andern Seite empfängt es das ein Stück an ihm entlang laufende sogenannte Vas efferens. Dieses »Vas efferens« bildet nun die direkte Fortsetzung der NEEDHAMschen Tasche. Es kann somit kein Zweifel über die Bedeutung dieses sekundären Spermatophorenreservoirs bestehen. Es ist hervorgegangen aus dem schon bei typischen Octopoden auftretenden Penisdivertikel (Fig. 40). Das Vas efferens von *Ocythoë* entspricht

dem unteren Abschnitt des Penis der übrigen Octopoden[1]. Durch Vergleichung mit dem Penisdivertikel andrer Octopoden habe ich mich überzeugt, daß jenes blinde Röhrchen nicht[2] der ursprünglichen Mündung des Penis, sondern einer seitlichen Ausbuchtung des Divertikels entspricht, in welcher in der Regel das orale Ende der Spermatophore liegt. Wenn also BROCK behauptet, zwei Öffnungen des Spermatophorenreservoirs gesehen zu haben, so halte ich es für möglich, daß er durch ein verletztes Präparat getäuscht wurde. Allerdings fand ich bisweilen sowohl das kleine Röhrchen als auch die eigentliche Mündungsstelle geschlossen, vermute aber, daß normalerweise nur die letztere nach außen aufbricht.

Das Verhalten von *Ocythoë* ist keineswegs sehr überraschend, wenn man sich vergegenwärtigt, daß beispielsweise bei *Octopus macropus* nur eine ganz geringe Zahl von sehr langen Spermatophoren ausgebildet wird, von denen immer eine in das Penisdivertikel abgeschoben wird. Denkt man sich die Zahl der Spermatophoren bis auf eine vermindert, so bleibt überhaupt keine Spermatophore in der NEEDHAMschen Tasche zurück.

Auch der angeblich auffällig abweichende Bau der Spermatophore selbst scheint durchaus nicht im direkten Gegensatz zu dem Verhalten der übrigen Octopoden zu stehen. Aus der Tatsache, daß der Spermaschlauch bereits in der Spermatophorendrüse in spiraligen Windungen liegt, ergibt sich, daß er der Spermaspirale der übrigen Octopoden homolog ist, die normalerweise in das Etui eingeschlossen bleibt, ausgewickelt aber eine bedeutende Länge erreicht. Es scheint nun, daß das Etui, so weit es die Spermaspirale umgibt, frühzeitig verloren geht, und namentlich an Spiritusexemplaren im Spermatophorenreservoir nicht mehr nachzuweisen ist. Auf diese Weise ist es verständlich, daß LEUCKART sich täuschen ließ und die ausgewickelte Spirale für den eigentlichen Körper der Spermatophore hielt und so als Maß für die Spermatophore drei Rheinische Fuß herausbrachte. Will man aber die Länge dieser Spermatophore mit der der übrigen vergleichen, so darf man die Spirale nicht auseinanderwickeln, und dann ist die Länge nicht so ungeheuerlich. In diesem Punkt muß ich VOGT recht geben, der dieses Verhalten richtig erkannt hat.

Das Spermatophorenreservoir scheint erst bei praller Anfüllung

[1] Das Spermatophorenreservoir erhält seine ventrale Lage dadurch, daß der Penis sich über die Kiemengefäße hinweggekrümmt hat, der ja sonst in die Mantelhöhle vorragt.

[2] Wie in meiner vorläufigen Mitteilung vermutet wurde.

durch die Spermatophore an einem Orte geringsten Widerstandes gesprengt zu werden. Über die Art und Weise, wie die Spermatophore schließlich das Reservoir verläßt, bin ich nicht völlig ins klare gekommen.

Um noch einmal kurz die Haupteigentümlichkeiten des Leitungsapparates von *Ocythoë* zusammenzufassen, so ist vor allem eine bedeutende Streckung aller Teile im Zusammenhang mit der Bildung einer einzigen Spermatophore sehr auffällig. Der Ausführgang der Spermatophorendrüse ist verkürzt, der Blindsack und das distale Vas deferens rudimentär. Indessen muß auch bei *Ocythoë* eine Umkehr der Spermatophore noch stattfinden. Der lange Spermaschlauch wird indessen niemals ausgestreckt, sondern behält durchaus seine spiralige Aufwindung bei. Die NEEDHAMsche Tasche hat sich der Form der Spermatophore angepaßt, indem die obere erweiterte Hälfte den Spermaschlauch aufnimmt, während der projektile Schlauch in die viel engere, blind geschlossene untere Hälfte zu liegen kommt. Die Spermatophore bleibt jedoch hier nicht liegen, sondern wird, nun wieder mit dem aboralen Pol voran, in das dem Penisdivertikel homologe sekundäre Spermatophorenreservoir abgeschoben. Ich vermute, daß sie auch mit dem aboralen Pol voran in den Hectocotylus eintritt, konnte indessen den sicheren Nachweis bis jetzt nicht erbringen.

Es scheint mir unzweifelhaft festzustehen, daß *Ocythoë* durchaus als Octopode betrachtet werden kann, ja es scheint mir, daß wir diese Art für viel näher mit den typischen Octopoden verwandt halten müssen, als z. B. *Eledone*, eine Gattung, die jedenfalls schon viel früher sich vom Octopodenstamm abzweigte.

Argonauta argo.

Durch die Liebenswürdigkeit von Prof. CHUN und Herrn Dr. LO BIANCO war ich in der Lage, mehrere der seltenen *Argonauta*-Männchen zu untersuchen. Es existieren bisher nur wenige Angaben in der Literatur über die Anatomie des männlichen Tieres. H. MÜLLER entdeckte es im Jahre 1842 in Messina, begnügte sich aber damit, das Vorhandensein eines Hodens zu konstatieren, so daß wir immer noch keine Kenntnis von den ausleitenden Wegen der *Argonauta* haben.

Bei *Argonauta argo* nimmt der gewaltig entwickelte Hoden fast den gesamten Eingeweidesack für sich in Anspruch (Fig. 54). Der Verdauungsapparat wird schräg nach vorn auf die rechte Seite gedrängt und die Venenanhänge nach vorn verlagert, so daß die Nieren-

öffnungen durch die Kiemen verdeckt werden. Der ausleitende Apparat liegt als flachgedrücktes Paket der linken Seite der Hodenkapsel an. In analoger Weise wie bei *Ocythoë* liegt ein sekundäres Spermatophorenreservoir auf der Ventralseite des Körpers über den Venenanhängen. Es werden somit über drei Viertel des Eingeweidesackes von den Geschlechtsorganen eingenommen.

Was an dem Paket des Leitungsapparates zunächst äußerlich

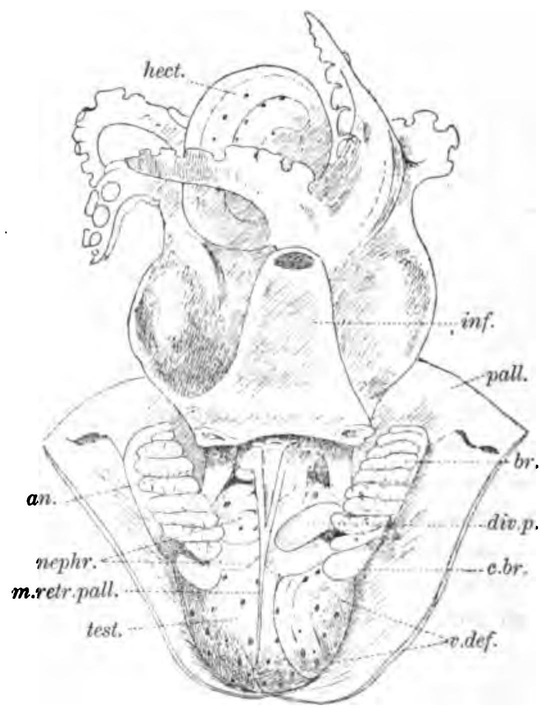


Fig. 54.
Situs von *Argonauta argo* ♂.

auffällt, ist eine auf seiner rechten Seite liegende, halbkreisförmig gebogene Drüse, die mit der sonst hier liegenden accessorischen Drüse wenig Ähnlichkeit hat (Fig. 55). Anderseits bemerkt man auf der linken Seite des Pakets keine Spur von einer NEEDHAMschen Tasche. Es stellt sich nun heraus, daß die accessorische Drüse fast ganz rückgebildet und zu einem kleinen Blindsack zusammengeschrumpft ist, während die NEEDHAMsche Tasche, eben jene große Drüse, an die durch die Rückbildung der accessorischen Drüse frei gewordene Stelle gerückt ist.

Dieser überraschende Wechsel der Lagerung kommt dadurch zustande, daß der obere Teil des Pakets während der Embryonal-

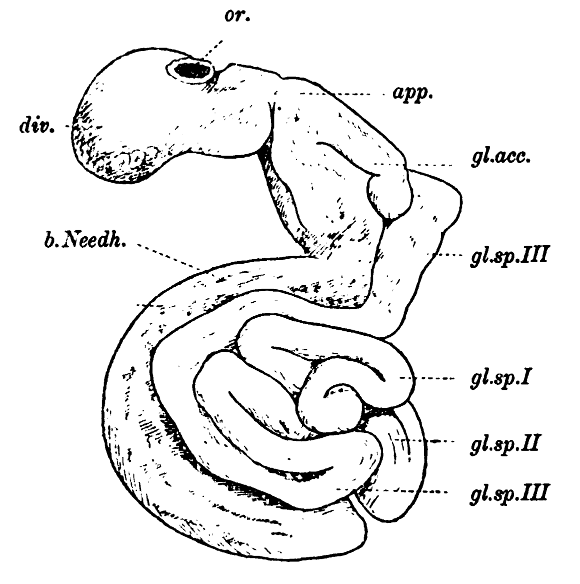


Fig. 55.
Leitungsapparat von *Argonauta argo*. Ventralansicht.

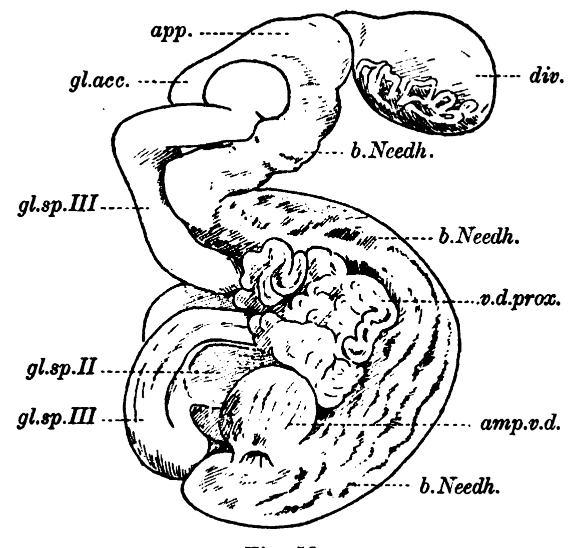


Fig. 56.
Leitungsapparat von *Argonauta argo*. Dorsalansicht.

entwicklung, also zu einer Zeit, wo die NEEDHAMsche Tasche noch kurz ist, eine Drehung ausführt, so daß die Tasche, wenn sie sich

im Laufe der weiteren Entwicklung zu strecken beginnt, anstatt den Knäuel des Vas deferens auf der linken Seite zu umwachsen, nun auf die rechte Seite gerät und sich nach Art der accessorischen Drüse, halbkreisförmig um die Spermatophorendrüse herumlegt (Fig. 56). Wie aus Fig. 56 sich ergibt, liegt der Blindsack des distalen Vas deferens und das Ende der Spermatophorendrüse nun auf der Unterseite des Pakets, das Rudiment der accessorischen Drüse an der linken Kante. Die untere Hälfte des Pakets hat ihre Lage durchaus beibehalten. Unmittelbar an der Hodenkapsel liegt das aufgeknäuelte proximale Vas deferens, das mit einer mächtigen, ovalen Ampulle beginnt. Die Spermatophorendrüse ist von beträchtlicher Länge, wenn auch nicht so lang wie bei *Ocythoë*. Die S-förmige Figur ist, im Gegensatz zu *Ocythoë*, durch Verlängerung des zweiten Abschnitts stark gestreckt. Durch Verlängerung des ersten Abschnitts, die diesen zwingt, drei sekundäre Knicke in einer Ebene zu bilden, ist die ursprüngliche Lagerung ziemlich verwischt. Eine deutliche äußere Abgrenzung der Abschnitte der Spermatophorendrüse läßt sich nicht durchführen. Der Blindsack des distalen Vas deferens ist noch mehr rückgebildet als bei *Ocythoë*. Es scheint, daß die Spermatophoren direkt aus der Spermatophorendrüse in den sekundären Spermatophorensack gelangen können, daß also die doppelte Umkehr und im Zusammenhang damit die polare Differenzierung der Spermatophore hier aufgegeben worden ist. Indessen bedarf diese Frage noch der Untersuchung. Die Needhamsche Tasche ist nach ihrer reichlichen Faltenbildung drüsiger Natur. Von der schlauchförmigen Verlängerung ihres blinden Endes findet sich im Gegensatz zu *Ocythoë* keine Spur. Indessen weiß ich nicht, ob es gerechtfertigt ist, daraus auf eine Rückbildung des projektilen Schlauches der Spermatophore zu schließen. Die rudimentäre accessorische Drüse ist am Ende deutlich keulig oder knollenförmig verdickt, offenbar ein Überrest des ursprünglichen eigentlichen Drüsenkörpers. Das sekundäre Spermatophorenreservoir ist oval, durchscheinend und dem von *Ocythoë* ähnlich. Es hatte bei einem Exemplar eine große, wulstig gerandete Öffnung an der Stelle des sekundären Durchbruchs. An Stelle des blindgeschlossenen Röhrchens zeigt sich eine beulenartige Vorwölbung.

Der Leitungsapparat von *Argonauta* stellt eine Weiterbildung des Apparates von *Ocythoë* dar und unterscheidet sich von ihm durch die fast vollständig durchgeführte Rückbildung der Teile, die mit der offenbar zwecklos gewordenen doppelten Umkehr in Verbindung stehen.

d. Opisthoteuthis depressa.

Ich möchte an dieser Stelle mit einigen Worten auf den Leitungsapparat von *Opisthoteuthis* eingehen. Aus der Beschreibung von Dr. W. TH. MEYER[1] geht hervor, daß wir es mit einer höcht aberranten Form zu tun haben; ich möchte indessen die Vermutung aussprechen, daß, wenn *Opisthoteuthis* ein echter Octopode ist, auch der Leitungsapparat sich mindestens unter Benutzung der bei den übrigen Dibranchiaten vorhandenen Organe differenziert haben muß. Auf Grund des Studiums der Schnitte, die mir Herr Dr. MEYER freundlicherweise zur Verfügung stellte, möchte ich folgende Deutung für annähernd richtig halten.

Der von MEYER als Vas deferens bezeichnete Teil ist durchaus mit dem proximalen Vas deferens der übrigen Cephalopoden vergleichbar, ebenso der erste und zweite Abschnitt der Spermatophorendrüse (Vesicula seminalis), welche indessen beide wie auch das proximale Vas deferens mehr an *Eledone* und *Sepiola* als an die typischen Octopoden erinnern. Dagegen scheint der dritte Abschnitt[2] der Spermatophorendrüse nur bis an die Stelle zu reichen, wo auf der einen Seite beim jungen Tier drei kleine Drüsenschläuche, beim erwachsenen Tier eine größere Drüse liegt. Nur bis hierher läßt sich der Wulst verfolgen. An dieser Stelle, wo bei den Decapoden nach der einen Seite der Flimmergang, nach der andern Seite der Ausführgang nach der accessorischen Drüse abgeht, scheint auf beiden Seiten eine drüsige Differenzierung eingetreten zu sein, von denen eine einer rudimentären Rangierdrüse (accessorische Drüse) entsprechen könnte; dann würde der von hier aus nach vorn verlaufende Kanal den Ausführgang der accessorischen Drüse darstellen, der schließlich unter völligem Schwund des Vas deferens-Blindsackes nach der NEEDHAMschen Tasche führen würde. Ich halte daher im Einverständnis mit Herrn Dr. MEYER das Spermatophorenreservoir von *Opisthoteuthis* für durchaus homolog der NEEDHAMschen Tasche, zumal da es, ähnlich wie letztere bei vielen Octopoden, nach vorn bauchig vorgewölbt ist. Ihre bedeutende Verkürzung hängt offenbar mit der Rückbildung der Spermatophoren zusammen. Es bleiben nun die drei gewaltigen Anhangsdrüsen des Penis übrig. Es liegt nahe

[1] W. TH. MEYER, Über den männlichen Geschlechtsapparat von *Opisthoteuthis depressa* Ij. u. Ik. Zool. Anz. März 1906. Nr. 25. — Siehe auch: Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. S. 183. (Zusatz bei der Korrektur.)

[2] Der Umstand, daß der III. Abschnitt bei *Opisthoteuthis* mit Falten besetzt ist, findet eine Parallele bei *Eledone moschata*.

anzunehmen, daß sie zu dem Penisdivertikel der Octopoden in irgend welcher Beziehung stehen. In der Tat zeigt ein Vergleich mit dem Penis von *Scaeurgus unicirrus* (Fig. 42), daß eine solche Beziehung wohl möglich ist. Man denke sich, es sei zunächst zur Entlastung der NEEDHAMschen Tasche jene Vorpostenstation für die Spermatophoren eingerichtet worden, aber ehe sie zu einer ähnlichen Ausbildung gelangte, wie bei den Hectocotyliferen, durch die beginnende Rückbildung der Spermatophoren wieder unnötig geworden. Die Folge war, daß die NEEDHAMsche Tasche als Reservoir beibehalten wurde, und jenes in der Entwicklung begriffene Gebilde die drüsigen Funktionen übernahm. Die nicht völlig symmetrische Lage der paarigen Drüsen und die innerhalb des Drüsenpakets zu konstatierende Kniebildung des Penis, durch die die unpaare Drüse als hintere Aussackung des distalen Penisabschnittes erscheint (verglichen mit dem aus einer Knotenwindung hervorgegangenen Penisdivertikel), sprechen dafür, daß diese Annahme richtig ist.

Opisthoteuthis würde demnach das Endglied einer von primitiven Octopoden abzweigenden selbständigen Entwicklungsreihe darstellen, deren Zwischenglieder, die wahrscheinlich unter den echten Cirroteuthiden zu suchen sein werden, uns leider zur Untersuchung nicht vorlagen.

Konnten wir die echten Octopoden als eine Umbildung des bei den Decapoden herrschenden Typus betrachten, so zeigt es sich, daß wiederum die Hectocotyliferen und anderseits *Opisthoteuthis* die äußersten Konsequenzen dieser Umbildung gezogen haben. Eine große Zahl der bei den Octopoden vorliegenden anatomischen Verhältnisse lassen sich nur verstehen, wenn wir annehmen, daß die jetzt lebenden Octopoden mit den jetzt lebenden Decapoden gemeinsamen Ursprungs sind und ursprünglich ebenfalls pelagische Lebensweise führten. Während nun die Decapoden pelagische Lebensweise beibehielten, und nur verhältnismäßig geringe Veränderungen erfuhren, die auf eine immer vollkommenere Anpassung an das pelagische Leben hinausliefen, haben die Octopoden durch einen Wechsel in der Lebensweise bedeutende Umbildungen des ganzen Körpers und vor allem auch der Geschlechtsorgane durchgemacht.

Betrachten wir die jetzigen Octopoden als das Resultat einer solchen, verhältnismäßig spät eingetretenen Umbildung, so müssen wir sie unbedingt als den jüngeren Dibranchiatenstamm bezeichnen.

Ich halte es für nicht angebracht, die Spermatophoren der Octopoden als Rück- und Umbildungen der Spermatophoren etwa eines *Illex* zu

betrachten. Wir haben in den komplizierten Anheftungsmechanismen der Spermatophore mancher Decapoden einen Höhepunkt der Entwicklung, der gewiß nicht von der Octopodenspermatophore erreicht worden ist. Gleichwohl muß nach dem Bau des Leitungsapparates eine gewisse Differenzierung zum Zweck der äußeren Befruchtung im Anschluß an die pelagische Lebensweise bei den Stammformen der Octopoden bestanden haben, und es sprechen viele Gründe dagegen, die Octopoden etwa als von Anfang an mit den Decapoden parallel laufende »litorale Facies« aufzufassen.

3. Übersicht über die Umbildungen des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten.

Betrachten wir vergleichend die verschiedenen Formen des Leitungsapparates der Dibranchiaten, so erhalten wir eine fast kontinuierliche Reihe von Übergängen, als deren Endglieder wir einerseits *Pterygioteuthis* und *Calliteuthis*, anderseits *Argonauta* und *Opisthoteuthis* auffassen können. Es scheint also die tatsächliche Verwandtschaft aller dieser Arten außer allem Zweifel zu stehen. Da nun der Leitungsapparat der Decapoden sich unmöglich als das Umbildungsprodukt des Octopodenapparates auffassen läßt, wohl aber das Umgekehrte mit Leichtigkeit für jedes einzelne Organ durchgeführt werden kann, ich erinnere nur an die Ausbildung des sekundären Spermatophorenreservoirs, das Verschmelzen des distalen Vas deferens mit der NEEDHAMschen Tasche usw., da ferner der Bau des Decapodenapparates auch ohne den Vergleich mit den Octopoden verständlich ist, so habe ich mich überzeugt, daß die Decapoden zweifellos als die Vorgänger der Octopoden zu gelten haben. Schwieriger ist es, innerhalb der Decapodengruppe sicher die primitiven von den jüngeren Formen zu sondern. Indessen lassen sich doch, wenn wir die in der Umbildung zu den Octopoden ausgesprochene Entwicklungsrichtung berücksichtigen, gewisse Formen als typische Decapoden von andern trennen, die sich dem Octopodentypus nähern. Solche Annäherungen an das Verhalten der Octopoden haben wir in dem Auftreten von Querfalten in der accessorischen Drüse bei *Sepia*, dem Bau des ersten Abschnittes der Spermatophorendrüse bei *Sepiola*, der beginnenden Differenzierung eines Halses der NEEDHAMschen Tasche bei *Rossia* und endlich in dem Zusammenrücken aller Teile bei andern Myopsiden.

Aus dem Umstand, daß der Blindsack bei den Octopoden verschwindet, der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse rückgebildet

wird, und die NEEDHAMsche Tasche eine Arbeitsteilung in ein Reservoir und einen muskulösen Penis aufweist, können wir schließen, daß diejenigen Formen das primitivste Verhalten zeigen, bei denen der Blindsack und der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse relativ am größten, und wo von einer Trennung der Tasche in Fundus und Penis noch keine Andeutung vorhanden ist. Aus diesem und noch andern Gründen möchte ich CHUN darin unbedingt beistimmen, wenn er die Oegopsiden als die primitivsten der jetzt lebenden Cephalopoden betrachtet, da in dieser Gruppe sich mehr ursprüngliche Verhältnisse gehalten haben, als in irgend einer andern.

Wollen wir aber nach der tatsächlichen Urform des Leitungsapparates suchen, so dürfen wir nicht ohne weiteres zu den Oegopsiden greifen, sondern müssen aus allen Gruppen die offenbar primitiven Verhältnisse zusammensuchen.

Wenn die komplizierten Anhangsapparate der Spermatophorendrüse der Decapoden uns Zweifel machen können, so zeigt uns doch das, wenn auch vielleicht sekundär primitive Verhalten der Octopoden, daß wir diese Drüse nur als einen differenzierten Teil des Leitungsweges, also eines einfachen Kanals auffassen dürften. Anderseits können wir den Blindsack des distalen Vas deferens als eine bloße Knickung dieses Kanals ansehen, da wir ein solches Verhalten bei *Sepiola* (*japonica*) noch vor uns haben, und da sich wohl die Entstehung des Blindsackes aus einem Knick, nicht aber das Umgekehrte begreifen ließe. In ähnlicher Weise zeigt sich durch die Vergleichung verschiedener, besonders noch unausgebildeter Formen, daß auch die Einmündungsweise des distalen Vas deferens in die NEEDHAMsche Tasche eine Biegungsstelle des Ganges und die Tasche nur eine Differenzierung der distalen Partie des Leitungsweges darstellt.

Wir sind also per exclusionem zu dem Resultat gekommen, daß die Urform des Leitungsapparates ein einfacher Kanal ist, welcher eine einzige Anhangsdrüse, eben die accessorische Drüse, besitzt. Alle Angaben über eine »Zweizahl der Prostata« usw. sind durchaus von der Hand zu weisen. Paarige Anhangsdrüsen kennen wir bei Dibranchiaten nur bei *Opisthoteuthis*. Obwohl diese vielleicht mit viel größerem Recht den Namen »Prostata« führen könnten als die accessorische Rangierdrüse, so konnte doch keiner der Autoren diese erst jetzt von MEYER beschriebene Form im Auge haben. Daß diese paarigen Drüsen als sekundäre Differenzierungen der distalen Partie der NEEDHAMschen Tasche aufzufassen sind und keinesfalls als primäre Anhangsorgane, brauche ich wohl nicht zu wiederholen.

Indem ich mir vorbehalte, im nächsten Kapitel diese Urform des Leitungsapparates weiter zu analysieren, möchte ich hier nur eine gedrängte Übersicht der von den Oegopsiden zu den höchsten Octopoden fast in gerader Linie fortschreitenden Umbildungsreihe der einzelnen Organe anschließen.

Wir beobachten, daß das proximale Vas deferens im allgemeinen geringe Veränderungen durchgemacht hat. Abgesehen von der ampullenartigen Erweiterung des Anfangsteils, die bei vielen Formen eintritt, wiederholen die Octopoden das Vas deferens der Decapoden, während sich anderseits für das Verhalten bei *Eledone* und *Opisthoteuthis* eine Analogie in *Sepiola* findet. Die Spermatophorendrüse, bei den Oegopsiden durch die scharfe Sonderung der Abschnitte am höchsten differenziert, sehen wir bei den Octopoden zu einem einfachen Schlauch werden, der durch Verlängerung der Teile den Mangel einer Differenzierung ersetzt. Auch hier fanden wir in *Eledone* vermittelnde Übergänge. Im Gegensatz zur Spermatophorendrüse nimmt die accessorische Drüse in der Octopodengruppe an Bedeutung zu. Die schon bei *Sepia* beginnende und bei *Eledone* noch nicht völlig durchgeführte Ausgestaltung durch verschmelzende Sekundärfalten führt von der einfach längs gefalteten Drüse der Oegopsiden zu dem massigen Organ der Octopoden, das erst bei den abgeleitetsten Formen zu verschwinden beginnt. Für den Blindsack des distalen Vas deferens dagegen konstatieren wir eine ständige Rückbildung von der relativ bedeutenden Ausbildung bei manchen Oegopsiden bis auf minimale Rudimente bei den Hectocotyliferen. Das distale Vas deferens, d. h. der undifferenzierte Teil des Leitungsweges, ist da, wo es offenbar einen zwecklosen Umweg beschrieb, mit der Wand der ihm zunächst liegenden NEEDHAMschen Tasche verschmolzen oder, was im Prinzip auf das gleiche hinausläuft, bedeutend verkürzt worden (wie bei *Eledone moschata*). Wieder haben wir in der Gattung *Eledone* die vermittelnden Übergänge.

Die bedeutendsten Umbildungen hat der distalste Abschnitt, die NEEDHAMsche Tasche, erfahren. Die auffällige Spiralwindung ist bei den Sepiolini noch locker. Bei andern Decapoden haben sich die Windungen aneinander gelegt, so daß es durch teilweise Verschmelzung der Wände der Tasche zur Bildung eines Wulstes gekommen ist. Während die Spiralwindung selbst bei den Octopoden mehr und mehr verwischt wird, erhält sich bei ihnen der Wulst. Gleichzeitig tritt, schon bei *Sepia* und *Rossia* angebahnt, eine Arbeitsteilung der NEEDHAMschen Tasche in Spermatophorenreservoir und muskulösen

Penis ein, während der Fundus der Tasche drüsige Funktionen übernimmt. Ein Schritt weiter, und die Aussackung dieses Penis, deren erste Andeutung wir bei *Eledone* beobachten, wird zum sekundären Spermatophorenreservoir: der Fundus der Tasche ist vollständig zur Drüse geworden. Das Verhalten von *Argonauta* und *Opisthoteuthis* deutet entschieden darauf hin, daß auch der NEEDHAMschen Tasche ein Rückbildungsprozeß bevorsteht.

Das einzige Organ, auf welches eine scharfe Trennung der Decapoden und Octopoden sich gründen könnte, ist der Flimmergang, der den letzteren fehlt, ohne daß sich irgendwelche Übergangsstadien der Rückbildung fänden. Indessen kann diese Lücke wohl kaum die Einheitlichkeit stören.

Charakteristisch ist, daß die Neubildungen im wesentlichen an die distalen Partien des Leitungsapparates anknüpfen, während die proximalen eine regressive Entwicklung aufweisen. So haben wir den überraschenden Gegensatz, daß bei den primitiven Oegopsiden der erste Abschnitt der Spermatophorendrüse, bei *Opisthoteuthis* das Penisdivertikel alle übrigen Teile an Bedeutung übertrifft.

Ich kann mir diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären, daß den Organen eine gewisse individuelle Entwicklung zukommt, die, nachdem sie ihren Höhepunkt überschritten hat, schließlich eine gewisse Altersgrenze erreichen muß. Organe, die den Höhepunkt ihrer Entwicklung noch nicht überschritten haben, werden bei einer Änderung der Existenzbedingungen umgebildet (Penisdivertikel von *Opisthoteuthis*), während alternde Organe bei einem Wechsel der Existenzbedingungen nicht mehr ausgestaltet werden können und zugrunde gehen. Wir finden also ein Fortschreiten von den proximalen zu den distalen Partien, indem zunächst der (dem Hoden zunächst gelegene) mesodermale Teil des Leitungsapparates und endlich in immer höherem Maße die distalen (ektodermalen?) Teile des Leitungsapparates zu Neubildungen benutzt werden, da die früher differenzierten Teile sich nicht mehr ausgestalten lassen.

III. Phylogenetische Entwicklung des Leitungsapparates.

Ich habe versucht zu zeigen, daß alle verschiedenen Formen des Leitungsapparates bei den einzelnen Arten sich als Umbildungen einer einheitlichen Grundform auffassen lassen, die wir annähernd bei den Oegopsiden vorfinden. Es gelang nachzuweisen, daß der Leitungsapparat sich im wesentlichen auf einen einfachen Kanal

zurückführen läßt und daß, mit Ausnahme der accessorischen Drüse, welche wir als ein in diesen einmündendes Anhangsorgan auffassen mußten, alle drüsigen Apparate Differenzierungen der Wände dieses Kanals darstellen. Von dem nur bei Dekapoden vorkommenden Flimmergang soll hier einstweilen abgesehen werden, da er für die Ausleitung der Geschlechtsprodukte nebensächlich ist, dagegen möchte ich den Versuch machen, die accessorische Drüse als ein die Harmonie störendes Gebilde zu beseitigen.

Als Ausgangspunkt wähle ich die Beobachtung, daß sich, wie schon mehrfach angedeutet, eine Reihe von außerordentlich konstanten Windungen oder Knickungen des Leitungsweges nachweisen lassen, die der Differenzierung als Grundlage dienen, und von denen die definitive Lagerung der einzelnen Organe bestimmt wird. Während das proximale Vas deferens, fast in seiner ganzen Ausdehnung von gleichartiger Struktur, je nach seiner Länge bald ganz gerade, bald in mehr oder weniger Windungen angeordnet ist, sind die Windungen der Spermatophorendrüse bereits so konstant, daß sie einen Anhaltspunkt für die Trennung der histologisch verschiedenen Abschnitte geben.

Die Einmündung des proximalen Vas deferens in den ersten Abschnitt der Drüse findet in der Weise statt, daß es zunächst ein Stückchen gerade nach vorn an diesem entlang läuft, dann plötzlich umknickt und gerade die entgegengesetzte Richtung einschlägt, indem es sich gleichzeitig zu einem drüsigen Hohlraum erweitert. Schon nach kurzem Verlauf wiederholt sich das gleiche: der Drüsenkanal biegt nach vorn um und verläuft nun wieder in der ursprünglichen Richtung des einmündenden Vas deferens. Die so entstandene drüsig differenzierte Schleife, deren beide Schenkel bei vielen Arten völlig verschmelzen können, bildet den ersten Abschnitt; dieser bildet also zusammen mit dem einmündenden Endabschnitt des proximalen Vas deferens eine S-förmige Figur. Der zweite Schenkel des ersten Abschnitts wiederholt nun das gleiche Verfahren: nachdem er bis in die Höhe des ersten vorgerückt ist, biegt er wieder nach rückwärts um. Diese Stelle, welche den Übergang zum zweiten Abschnitt bezeichnet, zeigt oft anstatt eines scharfen Knicks, den die enorme Oberflächenvergrößerung und Verdickung der Wände nicht gestatten, nur eine bogenförmige Krümmung. Tatsächlich verläuft das Lumen des zweiten Abschnitts schließlich wieder in entgegengesetzter Richtung wie der zweite Schenkel des ersten Abschnitts. Auch das Ende des zweiten und der Beginn des dritten Abschnitts wird durch einen ziemlich

plötzlichen Knick markiert. Wir erhalten also, wenn wir von der speziellen Zusammensetzung des ersten Abschnitts absehen, für die gesamte Spermatophorendrüse wieder eine S-förmige Knickfigur, auf die ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung hingewiesen habe.

Denken wir uns den Leitungsapparat etwa so orientiert, daß die Richtung der Knicke, die meist etwas verlagert sind, ungefähr senkrecht zur Längsachse des Tieres steht, so konstatieren wir vier abwechselnd nach links und rechts verlaufende, also regelmäßig alternierende Knicke. Es könnte dieses Verhalten die Vermutung nahe legen, daß es sich hier um eine Gesetzmäßigkeit handelt. In der Tat verläuft auch der Ausführgang der Spermatophorendrüse wieder in entgegengesetzter Richtung wie der dritte Abschnitt: Ging dieser nach rechts, so biegt der Ausführgang scharf nach links ab. Sollte wirklich eine gesetzmäßige Anordnung dieser Knicke vorliegen, so müßte man nun erwarten, daß der Ausführgang in scharfem Knick nach rechts umböge. Er führt aber in die accessorische Drüse. Es finden sich nun zwei Fälle realisiert: Entweder der Ausführgang der accessorischen Drüse verläuft gesondert und dann gerade in entgegengesetzter Richtung wie der Ausführgang der Spermatophorendrüse; die Spermatophoren gehen dann durch den einen hinein und durch den andern hinaus, oder es existiert nur ein Gang, und die Spermatophoren verlassen die accessorische Drüse auf dem gleichen Wege, auf dem sie hineingekommen sind. Wäre es nun nicht naheliegend, anzunehmen, daß dieser einfache Gang aus der Verschmelzung zweier gesonderter Gänge entstanden wäre, ja daß die Drüse selbst auf die Verschmelzung zweier Schenkel eines an dieser Stelle liegenden Knickes zurückgeführt werden könnte? Diese Auffassung würde die eigentümliche Gepflogenheit der Spermatophoren, jedesmal in die Drüse hineinzugehen und wieder umzukehren verständlich machen, als eine Reminiszenz aus der Zeit, da noch eine einfache Biegung an dieser Stelle bestand. Wir würden also, wenn diese Annahme richtig ist, in der accessorischen Drüse einen Knick von links nach rechts vor uns haben und damit bereits sechs regelmäßig zwischen links und rechts alternierende Knicke.

Um so unangenehmer fällt es auf, daß der nächste, stets sehr deutlich ausgesprochene Knick, der Blindsack des distalen Vas deferens, wieder von links nach rechts umbiegt, also in gleicher Richtung wie der hypothetische Knick der accessorischen Drüse, und damit die ganze Gesetzmäßigkeit durchbricht. Die Einmündungsstelle des distalen Vas deferens an der Basis der NEEDHAMschen Tasche

bildet allerdings wieder einen mit dem Blindsack alternierenden Knick.

Indessen zeigt es sich, daß der Widerspruch nur ein scheinbarer ist. Es fällt zunächst auf, daß die NEEDHAMsche Tasche in der Regel in der Längsachse des Tieres liegt, während die übrigen, differenzierten Teile des Leitungsapparates, die accessorische Drüse und die einzelnen Abschnitte der Spermatophorendrüse, mit ihren Längsachsen zwar alle untereinander parallel verlaufen, mit der des Tieres aber einen gewissen, wenn auch nicht rechten Winkel bilden (wie aus der schematischen Zeichnung [Fig. 57] hervorgeht). Während die Windungen der genannten Teile ziemlich deutlich in einer Ebene angeordnet sind, fällt die NEEDHAMsche Tasche aus dieser Ebene heraus. Denken wir uns nun NEEDHAMsche Tasche und distales Vas deferens um den Blindsack als Achse nach rechts hinten um das Paket herumgedreht, so erhalten wir eine Lagerung, die allen gewünschten Anforderungen entspricht. Die Längsachse der NEEDHAMschen Tasche liegt nun der der übrigen Organe parallel, sie liegt in einer Ebene mit ihnen, und der Blindsack, wie auch die Mündung des distalen Vas deferens fügen sich ohne weiteres in die Reihe der regelmäßig alternierenden Knicke. Es hat also den Anschein als sei dies die ursprüngliche Lagerung der NEEDHAMschen Tasche und als habe sie aus irgendwelchen Gründen die Drehung oder Wanderung ausgeführt, die wir sie eben in Gedanken in umgekehrter Richtung zurücklegen ließen. Eine einfache Überlegung erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß diese Annahme richtig ist. Mit der Ausbildung der NEEDHAMschen Tasche als Spermatophorenreservoir und mit der Zunahme der Spermatophorenproduktion mußte eine beständige Vergrößerung dieses Organs eintreten. Links, an der Mündungsstelle, an der Epidermis festgewachsen, konnte sie sich nur in der Richtung nach rechts ausdehnen, wo sie an den übrigen Organen des Eingeweidesackes bald auf Widerstand stoßen mußte. Sie konnte sich also nur soweit verlängern, wie ihr die dort lagernden Organe gestatteten. Ging die Verlängerung aber noch weiter, so mußte die Tasche gewissermaßen abgleiten und eine andre Richtung einschlagen, in der sie mehr Platz hatte.

Die notwendige Folge der stetig zunehmenden Vergrößerung und Verlängerung der NEEDHAMschen Tasche ist, daß sie sich schließlich in der Richtung des geringsten Druckes einstellen muß, d. h. in die Längsachse des Tieres. Und nicht genug damit, sie muß auch noch auf die linke Seite des Pakets der übrigen Leitungswege rücken,

weil nur hier der durch die abstehende Kieme stets freigehaltene Raum eine weitere Ausdehnung gestattet. Sie wird aus der Lage rechts von dem Paket zunächst auf die Dorsalseite hinter dieses, schließlich aber ganz auf die linke Seite des Eingeweidesackes rücken, wo sie wenigstens nach einer Seite größere Ausdehnungsmöglichkeit hat (Fig. 57).

Ich habe versucht einen Fall aufzufinden, wo diese ursprüngliche Lage der NEEDHAMschen Tasche noch beibehalten wäre, und glaubte anfangs eine solche Form in *Argonauta* gefunden zu haben. Indessen wäre es ja von vornherein auffallend gewesen, wenn diese aberrante Form ein so primitives Verhalten zur Schau tragen würde, und ich erinnere daran, daß im Vorstehenden gezeigt wurde, daß bei *Argonauta* die NEEDHAMsche Tasche erst sekundär, infolge der Rückbildung der accessorischen Drüse und einer Drehung des oberen Teiles des ganzen Pakets wieder auf die rechte Seite gerückt ist. Indessen finden wir bei jugendlichen Tieren, bei denen die NEEDHAMsche Tasche noch nicht differenziert ist, deutliche Anklänge an das primitive Verhalten. Ich verweise auf die Abbildung des jungen und geschlechtsreifen Leitungsapparates von *Eledone* und *Octopus*, an denen sich diese Wanderung ausgezeichnet demonstrieren läßt. Die Zahl der Beispiele ließe sich indessen noch vermehren.

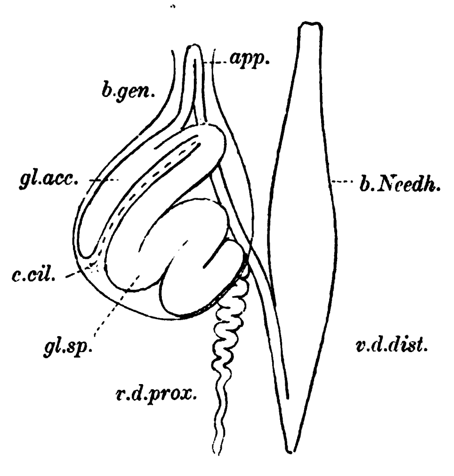


Fig. 57.
Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der Organe des Leitungsapparates.

Um noch einmal kurz das Gesagte zu rekapitulieren, so haben wir, die Richtigkeit der Annahmen vorausgesetzt, acht in einer Ebene verlaufende regelmäßig alternierende Knicke vom ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse bis zur NEEDHAMschen Tasche, die wir bei keinen der untersuchten Dibranchiaten vermissen. Erinnert man sich nun, daß auch das proximale Vas deferens bei allen, besonders deutlich bei den primitiven Oegopsiden, ferner bei den meisten Myopsiden deutlich schlangenförmige Windungen beschreibt, ja daß sich selbst bei Octopoden diese noch nachweisen lassen, wie aus der Ab-

bildung (Fig. 59) hervorgeht, so möchte ich in Anbetracht der Tatsachen mit aller Entschiedenheit die Behauptung aussprechen: Der männliche Leitungsapparat der dibranchiaten Cephalopoden ist aus einem einfachen Kanal hervorgegangen, der in einer Ebene regelmäßig alternierende Windungen beschrieb, die der Differenzierung als Grundlage dienten (Fig. 58).

Es ist zu vermuten, daß der uns jetzt vorliegende Leitungsapparat früher einmal alle die Differenzierungen, die wir jetzt an ihm wahr-

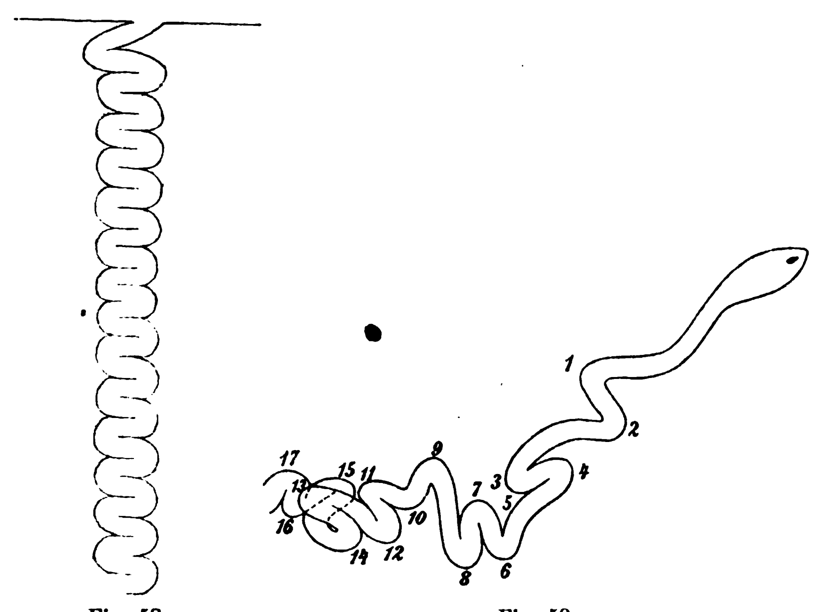


Fig. 58.
Schematische Darstellung der primären Windungen des Leitungsapparates.

Fig. 59.
Ein Teil des proximalen Vas deferens von *Scaeurgus tetracirrus*.

nehmen, noch nicht besaß und einen einfachen, geraden Kanal darstellte. Nach unsrer Annahme legte sich nun dieser Kanal zunächst in regelmäßige Windungen von rechts nach links, so daß eine in einer Ebene verlaufende Schlangenlinie entstand, an die dann die weitere Differenzierung anknüpfte.

Fragen wir uns nun nach den Bedingungen, unter denen eine solche Figur überhaupt entstehen kann, so kommen wir zu folgendem Resultat: ein gerade gestreckter Kanal von überall gleichem Durchmesser, der an seinen beiden Enden fixiert ist und eine aktive Verlängerung erfährt, muß sich krümmen. Die Krümmung wird in eine Ebene fallen, wenn durch einen zu dieser Ebene senkrechten Druck

Exkursionen in der Richtung dieses Druckes ausgeschlossen sind. Ist die seitliche Exkursionsmöglichkeit unbegrenzt, so muß der Kanal eine einzige Windung bilden. Ist sie durch seitlichen Druck beschränkt, so müssen mehrere Windungen entstehen. Die Zahl der Windungen wird dabei um so größer sein, je größer der seitliche Druck und je geringer der Durchmesser des Kanals ist. Sie muß also unter gleichen Bedingungen immer die gleiche sein. Die Windungen werden regelmäßig, d. h. gleich groß ausfallen, wenn der seitliche Druck überall gleichmäßig verteilt ist. Wird der seitliche Druck unendlich groß, so müssen unendlich viel Windungen entstehen, ein Fall, der praktisch nie eintritt, weil die Exkursionsmöglichkeit gleich Null wird, sobald der seitliche Druck so groß geworden ist, daß der Druck des sich streckenden Ganges ihn nicht mehr überwinden kann. Der seitliche Druck muß also, wenn eine derartige Schlangenlinie entstehen soll, immer geringer sein als der des sich streckenden Kanals, mit einem Wort, es muß eine gewisse seitliche Exkursionsmöglichkeit immer vorhanden sein. Der Kanal wird sich dann jedesmal so weit nach der einen Seite krümmen, bis er den dort wirkenden Druck nicht mehr überwinden kann. Durch die Krümmung entsteht auf der andern Seite eine Stelle verminderten Druckes. Der Kanal wird also nun umkehren und eine Krümmung nach der andern Seite bilden, die wieder schließlich auf Widerstand stoßen muß, und, da wir gleiche seitliche Drucke vorausgesetzt haben, gleich groß werden muß wie die vorhergegangene. Auf diese Weise muß eine regelmäßige, in einer Ebene verlaufende Schlangenlinie entstehen.

Wir haben bisher vorausgesetzt, daß der Abstand der beiden Fixationspunkte des sich verlängernden Kanals sich nicht veränderte. Vergrößert sich dieser Abstand, während gleichzeitig der Kanal sich verlängert, so werden keine Windungen entstehen, da sie durch das Auseinanderrücken der Fixationspunkte wieder gestreckt werden. Verringert er sich, so müssen die Windungen eines sich verlängernden Kanals verstärkt werden. Anderseits muß durch aktive Verringerung des Abstandes zwischen den Fixationspunkten ein gerader Kanal, dessen Länge sich nicht verändert, sich in genau derselben Weise krümmen, wie ein sich verlängernder Kanal zwischen zwei Fixationspunkten, deren Abstand unverändert bleibt. Er muß also unter den oben festgestellten Bedingungen ebenfalls eine in einer Ebene verlaufende regelmäßige Schlangenlinie beschreiben.

Wir wollen einstweilen unentschieden lassen, welcher von beiden

Faktoren für das Zustandekommen der Windungen, die wir tatsächlich beobachten, verantwortlich zu machen ist, und wollen uns darauf beschränken festzustellen, ob die speziellen Bedingungen für das Entstehen einer regelmäßigen Schlangenlinie vorhanden sind oder vorhanden waren. Es sei ferner hier daran erinnert, daß, da wir es mit äußerst langsam sich entwickelnden Organismen zu tun haben, auch das konstante Gleichbleiben dieser Bedingungen in irgend einer Weise garantiert werden muß.

Ein Blick auf einen erwachsenen, jetzt lebenden Cephalopoden lehrt, daß alles andre existiert als diese gleichmäßigen Druckverhältnisse. Wir finden den Leitungsweg dorsal von der linken Kieme, an einer Stelle, wo er auf der linken Seite von der Hauptmasse des Eingeweidesackes begrenzt ist und nach der andern Seite, von der Kieme vor Druck geschützt, eine fast unbegrenzte Ausdehnungsmöglichkeit besitzt.

Kann aber nicht die Lage des Leitungsapparates ursprünglich eine andre gewesen sein, die auch andre Druckverhältnisse zeigte? Muß nicht gerade seine jetzige Lage, die ja vor allem auf den Füllungszustand und die hohe Differenzierung seiner einzelnen Abschnitte Rücksicht nimmt, uns stutzig machen?

Alle durch auffällige Größe ausgezeichneten Organe des Leitungsapparates knüpfen an bereits vorhandene Windungen an. Die Windungen sind also das Primäre. Der Kanal kann, als die Windungen entstanden, keine oder nur unbedeutende Differenzierungen gehabt haben, da diese das Entstehen regelmäßiger Windungen verhindert hätten. Es ist nun als wahrscheinlich anzunehmen, daß, sobald eine bedeutende Vergrößerung der differenzierten Teile eintrat, Lageverschiebungen erfolgten, deren Resultat die jetzige Lage des Pakets ist.

Die Entwicklungsgeschichte muß hier Aufschluß geben. Allein öffnen wir einen jungen *Octopus* von 4 mm bis 1 cm Mantellänge, so finden wir den Leitungsapparat bereits dorsal von der Kieme, also an seiner definitiven Stelle (Fig. 60). Anders ist es bei jungen Oegopsiden. Aus der beigegebenen Abbildung (Fig. 61) von *Illex coindetii* geht hervor, daß das Paket des Leitungsweges beim jugendlichen Tier noch nicht dorsal von der Kieme, sondern hinter ihr liegt, und wir beobachten erst in der späteren Entwicklung, daß er sich teilweise unter die Kieme schiebt und dorsal von ihr zu liegen kommt. Und, wie ich, eine Mitteilung von Döring benutzend, wohl vorausgreifen darf: auch der weibliche Leitungsweg wird bei *Illex* an dieser Stelle

angelegt, rückt aber im Verlaufe seines Wachstums nicht unter der Kieme hindurch, sondern rechts über die Kiemengefäße hinweg, so daß er ventral zu liegen kommt und damit jene auffällige Eigentümlichkeit von *Illex* herbeiführt, die schon Posselt beim Vergleich mit andern Cephalopoden aufgefallen war. Um so weniger kann das Verhalten von *Illex* nach den obigen Ausführungen wundernehmen. Die Lage des Oviducts bei *Illex* ist die ursprüngliche Lage des Leitungsweges, das Unter-die-Kieme-Rücken ist eine sekundäre Erscheinung bei den höheren Cephalopoden. Erst bei den Octopoden ist die dorsale Lage zu einer so festen Einrichtung geworden, daß sie schon in der Embryonalentwicklung eingenommen wird, während die Decapoden in der Jugend das alte Verhalten mehr oder weniger deutlich rekapitulieren. Es spricht also alles dafür, daß die Leitungswege bei beiden Geschlechtern ursprünglich ventral gelegen waren. Erinnern wir uns ferner der Tatsache, daß der Leitungsweg, der bei den Octopoden von den Venenanhängen, dem Kiemenherz und andern Organen fast vollständig verdeckt und zwischen sie eingelagert, bei *Illex* und andern Decapoden weit mehr oberflächlich sichtbar ist, und daß er endlich bei den Embryonen völlig an der Oberfläche liegt, so kommen wir zu dem

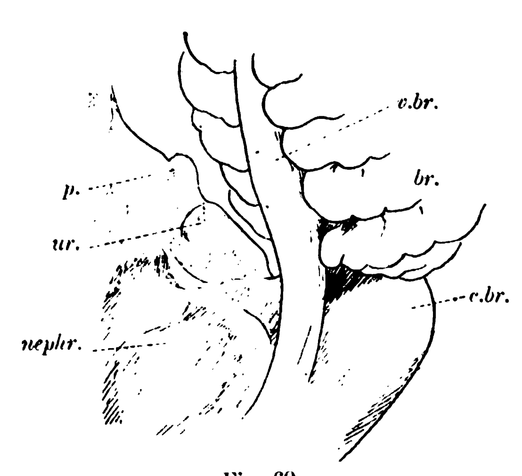


Fig. 60.
Anlage des Leitungsapparates eines *Octopus vulgaris* von 1 mm Mantellänge.

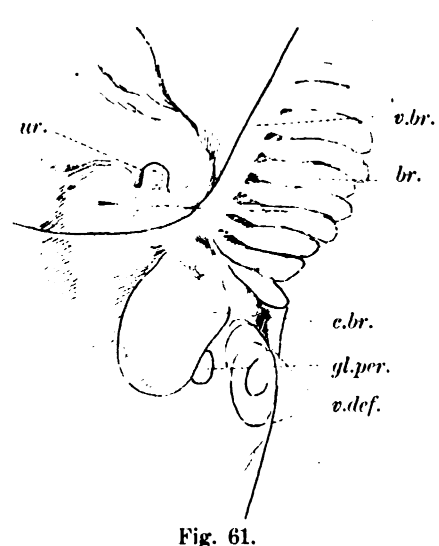


Fig. 61.
Anlage des Lungseitapparates eines *Illex coindetii* von 15 mm Mantellänge.

Resultat, daß der Leitungsweg, bevor bedeutende Differenzierungen eintraten, auf der Oberfläche des Eingeweidesackes und zwar auf der Ventralseite gelegen war.

Und auf der Ventralseite ist es, wo wir in der Tat die Bedingungen vorfinden, die zum Zustandekommen der Schlangenfigur erforderlich sind. Hier ist durch den Druck des bei jedem Atemzug gegen den Eingeweidesack gepreßten Mantels jede Möglichkeit einer Exkursion nach oben und unten ausgeschlossen und hier sind, da der Kanal oberflächlich, also nicht zwischen unregelmäßig gestalteten Organen, sondern in das überall gleichartige Bindegewebe eingebettet verläuft, alle Bedingungen für eine gewisse, doch nicht unbeschränkte Bewegungsfreiheit in einer Ebene vorhanden. Durch die starre, innere Schale ist vor allem auch das konstante Gleichbleiben dieser Bedingungen garantiert, da sie den Kontraktionen des Mantels als unveränderliches Widerlager dient.

An dieser Stelle lag also der männliche Leitungsweg, als jene Windungen entstanden, die durch weitgehende Differenzierung ein für allemal festgelegt wurden und nur im Vas deferens und sekundär bei den ganz aberranten Hectocotyliferen einen Rückbildungsprozeß durchmachten. Fand aber hier überhaupt die Bildung von Windungen statt, so mußten diese regelmäßig werden, einerlei ob aktive Verlängerung des Ganges oder Zusammenrücken der Fixationspunkte die Ursache ihres Entstehens war. Unsre vorläufigen Annahmen waren also berechtigt: die accessorische Drüse entspricht einem primären Knick und ist ein Verschmelzungsprodukt; die Needhamsche Tasche lag ursprünglich nicht links, sondern rechts von den übrigen Organen. Die Grundlage für die Differenzierungen des männlichen Leitungsweges war eine durch regelmäßiges Alternieren von Knicken gebildete Schlangenlinie.

Gegen diesen Satz erheben sich indessen zahlreiche Einwände. Wenn die Ausdehnungsbedingungen wirklich vollkommen gleichmäßig waren, so mußte es theoretisch gleichgültig sein, nach welcher Seite der Gang zuerst ausbiegen sollte. Es wäre also zwar stets die gleiche Zahl von Windungen angelegt worden, aber diese wären nicht immer die gleichen, sondern ebenso oft auch die entgegengesetzten. Es wäre also nicht möglich, daß die einzelnen Windungen jedesmal die gleiche Richtung erhalten, daß z. B. die Needhamsche Tasche (in ihrer ursprünglichen Lage) stets in der Richtung von rechts nach links mündet.

Diese Schwierigkeit würde tatsächlich eintreten, wenn es sich

um einen unpaaren Leitungsweg in der Medianlinie des Tieres handelte. In Wirklichkeit aber haben wir paarige, von der unpaaren Gonade ausgehend divergierende Leitungswege, von denen einer im männlichen Geschlecht in der Regel rückgebildet ist, während der andre in der linken Hälfte des Tieres liegt. Durch die asymmetrische Lage des einzelnen Leitungsweges wird die Richtung der ersten Windung bestimmt: Sie muß von der Hodenkapsel an divergierend in der linken Hälfte des Tieres nach links, in der rechten nach rechts verlaufen. Die Probe auf das Exempel liefert *Calliteuthis*, wo wir zwei spiegelbildlich gleiche männliche Leitungswege rechts und links ausgebildet finden.

Wenn aber, so könnte man nun einwenden, die Ausdehnungsbedingungen wirklich sonst überall die gleichen waren, warum trat eine Differenzierung an ganz bestimmten Stellen ein, warum wurde nicht z. B. eine weiter hinten gelegene Stelle des Vas deferens als Grundlage der Differenzierung verwendet?

Dieser Einwand ist berechtigt, und es läßt sich in der Tat nachweisen, daß die Ausdehnungsbedingungen nicht gleichmäßig waren. Schon im allgemeinen Teil dieser Arbeit ist darauf hingewiesen worden, daß die differenzierten Teile des Leitungsapparates in einem Hohlraum liegen, den wir als Genitaltasche bezeichnen. Vorausgesetzt, daß diese Tasche, die wir als eine ektodermale Einstülpung betrachten, zu der Zeit, als die Windungen entstanden, schon existierte, so ist es evident, daß die Windungen des sich faltenden Kanals entlang dieser Tasche mehr Exkursionsbreite zur Verfügung hatten, als in den unteren Partien des Vas deferens, zu denen die Tasche nicht herabreichte. Ebenso selbstverständlich ist es, daß nur hier eine weitere Vergrößerung und Ausgestaltung der gebildeten Windungen möglich war, da sich hier der geringste Widerstand bot. Die Folge war, daß sich die in Kontakt mit der Tasche tretenden Windungen ganz in diese hineindrängten; wir finden es nun nicht mehr merkwürdig, daß gerade die differenzierten Teile in eine besondere Tasche eingeschlossen sind, denn das Vorhandensein dieser Tasche war die Bedingung für das Zustandekommen einer Differenzierung. In dieser Tasche liegen die Spermatophorendrüse, die accessorische Rangierdrüse und der Blindsack. Daß der Blindsack gegenwärtig kein hochdifferenziertes Organ mehr darstellt, hat seine besondere Bewandtnis und soll noch auseinandergesetzt werden. Das distale Vas deferens und die NEEDHAMsche Tasche liegen außerhalb der Tasche. Die NEEDHAMsche Tasche, zu weit rechts gelegen, war

nicht mit der Genitaltasche in Kontakt getreten: sie allein konnte ihre Lage nicht beibehalten, sondern mußte eine Wanderung antreten, bis auch sie, die am meisten platzbedürftige, sich einerseits an die Genitaltasche anlehnen, anderseits nach der linken Seite des Körpers sich beliebig ausdehnen konnte. Da die NEEDHAMsche Tasche mit ihrer Differenzierung an bereits vorhandene Windungen anknüpft, muß sie ihre Wanderung erst begonnen haben, als die Zusammenschiebung beendigt war. Da nun die übrigen Organe sich schon während der Zusammenschiebung so vergrößerten, daß sie sich in die Genitaltasche hineinschoben, so scheint es, daß die NEEDHAMsche Tasche sich erst später wie sie differenziert hat. Erst die vermehrte Spermatophorenbildung im Zusammenhang vielleicht mit der Seltenheit der Begattung mußte ein Reservoir notwendig machen. In dem Maße, wie der Endabschnitt des distalen Vas deferens sich zu differenzieren begann, mußte er die oben geschilderte Wanderung antreten, und zwar, da der Weg nach oben (ventral) durch die bereits ausgebildete accessorische Rangierdrüse versperrt war, unten herum. Die NEEDHAMsche Tasche kam also zunächst dorsal von dem übrigen Paket zu liegen, rückte aber sehr bald ganz auf die linke Seite, in die Richtung des geringsten Druckes. Bereits mit der beginnenden Differenzierung mußte das ganze Paket seinerseits die Wanderung nach links beginnen und ungefähr gleichzeitig an der Kiemenwurzel ankommen, wie die NEEDHAMsche Tasche ihre Drehung beendet und sich in die Längsachse des Tieres eingestellt hatte. Erst mit zunehmender Vergrößerung schob sich dann zunächst die NEEDHAMsche Tasche unter der Kieme hindurch auf die Dorsalseite.

Eine weitere Folge ihrer Verlängerung war die spiralige Drehung der NEEDHAMschen Tasche. Wir haben es hier mit einer ganz ähnlichen Erscheinung zu tun wie bei der Entstehung der Schlangenlinie. Es handelt sich hier um die (bestimmt aktive) Verlängerung eines Ganges zwischen zwei festgelegten Punkten, nur mit dem Unterschied, daß die entstehenden Windungen keinesfalls in eine Ebene fallen können, da ja kein einseitiger Druck vorliegt. Der Gang wird in einem solchen Falle, wenn nur einigermaßen gleichmäßige Druckbedingungen vorliegen, eine Spiralwindung annehmen. Diese Bedingungen sind insofern erfüllt, als die Tasche sich nach ihrer Wanderung einerseits an die nachgiebige Genitaltasche anlegt, anderseits an die ebenfalls nachgiebige Haut des Eingeweidesackes. Der Kanal gestattet jedoch, da er mittlerweile zu einem dicken Reservoir geworden ist, nur wenige Windungen, denen das distale

Vas deferens natürlich folgt, da es schon mit der NEEDHAMschen Tasche zu verschmelzen begonnen hat. Die Verlängerung des Organs nimmt aber noch zu. Mehr Windungen können nicht angelegt werden. Die Folge ist, daß sich das distale Ende der NEEDHAMschen Tasche in das Lumen der Mantelhöhle vorschiebt. So ragt sie endlich bei vielen Decapoden in Gestalt eines mehrere Zentimeter langen Halses in die Mantelhöhle. Anderseits wird sie unter gleichzeitiger Streckung des distalen Vas deferens nach hinten derart verlängert, daß sie z. B. bei *Loligo* sich noch in die Hodenkapsel hineinstülpt.

So hätten wir, ohne auf einzelnes einzugehen, in kurzen Zügen die Umwandlungen verfolgt, die etwa zu dem Verhalten eines Decapoden führen. Die Umbildungen, die sich in der Gruppe der Octopoden vollzogen haben, sind zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Körperform des Tieres gedrungener wurde. Alle Teile rücken näher zusammen, der Leitungsapparat bildet mit der Hodenkapsel zusammen einen ovalen bis kegelförmigen Körper. Infolgedessen hat die bereits beträchtlich verlängerte NEEDHAMsche Tasche in der Längsachse des Tieres keinen Platz mehr. Wir finden sie deswegen mit ihrer hinteren Hälfte über das Paket des Leitungsapparates hinweggeschlagen, so daß sie dieses von links her (ventral) zum Teil verdeckt. Gleichzeitig sehen wir, daß das distale (ectodermale?) Ende der NEEDHAMschen Tasche eine Erweiterung erfahren hat, die, wie es scheint, darauf abzielt, die NEEDHAMsche Tasche zu entlasten. Wir finden, daß immer häufiger einzelne Spermatophoren außerhalb des Eingeweidesackes aufbewahrt werden, während gleichzeitig die Zahl der Spermatophoren vermindert wird. Bei *Argonauta* und *Ocythoë* ist endlich aus dem Penisdivertikel ein sekundäres Spermatophorenreservoir geworden, das am oberen Rande des Eingeweidesackes ventral gelegen ist. Und da lehrt nun ein Vergleich, daß die Kiemen, die bei den beschalten Decapoden zu beiden Seiten standen, bei den Octopoden näher aneinander gerückt sind und auf der Ventralseite zwischen sich eine Stelle geringsten Druckes freigelassen haben, gerade da, wo ursprünglich bei den beschalten Formen der größte Druck geherrscht hatte.

Es entspricht also wieder die Lage des sekundären Spermatophorenreservoirs einer Stelle geringsten Druckes, wie denn alle diese Erscheinungen glänzend beweisen, daß die Organbildung unter allen Umständen mit Rücksicht auf die bestehenden Druckverhältnisse vor sich geht, und daß Umbildungen der Organe und Änderungen der Druckverhältnisse Hand in Hand gehen. Alle Änderungen der Druck-



verhältnisse gehen in letzter Linie auf Umbildungen zurück, die auf biologischen Ursachen beruhen.

Es wurde oben auseinandergesetzt, daß ein Teil des Leitungsweges sich in eine ihm seitlich anliegende Tasche hineingestülpt und dann differenziert hat. Ich komme bei dieser Gelegenheit zu der Frage: hat das biologische Prinzip der Spermatophorenbildung dazu geführt, in Gestalt jener ectodermalen Tasche neue Druckverhältnisse herbeizuführen, oder existierte die Tasche schon, ehe sie für eine Differenzierung des Leitungsweges in Betracht kam? Der erstere Fall ist meiner Ansicht nach ausgeschlossen, denn wir kennen keine prospective Schaffung neuer Organe in Hinblick auf entfernte Zwecke. Die Tasche trat erst in dem Moment in Beziehung zur Spermatophorenbildung, als der Kanal sich an sie herandrängte. War sie vorher vorhanden, so muß sie andre Funktionen gehabt haben.

Ich komme nun zu einer Tatsache zurück, die ich, da sie für die bisherige Auseinandersetzung nebensächlich war, außer acht gelassen habe, die aber nichtsdestoweniger von hohem Interesse ist. Es existiert nämlich bekanntlich eine Verbindung zwischen der Genitaltasche und dem Leitungsweg in Gestalt des Canalis ciliatus, eines dünnen, flimmernden Ganges, der am Ende des dritten Abschnittes an genau der gleichen Stelle abgeht wie der Ausführgang der Spermatophorendrüse, und mit ihm wenigstens anfangs das gleiche Kaliber und die gleichen Längsfalten gemeinsam hat. Dieser Kanal mündet in der Nähe des blinden Endes der accessorischen Drüse in die Tasche, verläuft also stets zwischen der accessorischen Drüse und dem dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse. Wie kommt er in diese Lage? Es bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder ist der Kanal nach der Entstehung der Schlangenlinie sekundär zwischen die Organe hineingewuchert, um eine Verbindung der Genitaltasche mit dem Leitungsweg herzustellen, oder er hat an der Biegung teilgenommen.

Die erstere Annahme scheint mir schon aus dem Grunde unzulässig zu sein, daß der Kanal den Octopoden vollständig fehlt. Da im übrigen die Octopodenorganisation durchaus einheitlich von der der Decapoden abzuleiten ist, können wir nur annehmen, daß der Flimmergang hier rückgebildet ist. Es wäre ein höchst auffälliges Verhalten, wenn sich plötzlich an einer Stelle, wo man es am wenigsten erwartete, etwas wie ein Organ bilden wollte, um dann, ohne daß ich die geringste Differenzierung hätte nachweisen lassen, wieder zu verschwinden.

Denken wir uns im Gegensatz dazu, es wäre eine solche Verbindung zwischen der Tasche und dem Leitungsweg schon damals vorhanden gewesen, so mußte er, da die Entstehung der Windungen der Einstülpung in die Tasche unmittelbar vorauf ging oder was wahrscheinlicher ist, mit ihr zusammenfiel, von dem sich faltenden Kanal mit ergriffen, umgebogen und in die Tasche hineingezogen werden, kurz er mußte in die Lage kommen, in der wir ihn jetzt finden. Aus dem geringen Widerstand, den der Flimmergang dieser Bewegung entgegensetzte, können wir schließen, daß er bereits damals wenig differenziert gewesen ist. Aus dem Umstand, daß die NEEDHAMsche Tasche, d. h. die oberste Partie des Leitungsweges, nicht in die Tasche gelangt, ergibt sich ferner der Schluß, daß die Tasche an ihrem distalen Ende, wo nicht geschlossen, so doch bedeutend enger war als am unteren, daß sie also eine Gestalt gehabt haben muß, die etwa der jetzigen entsprach.

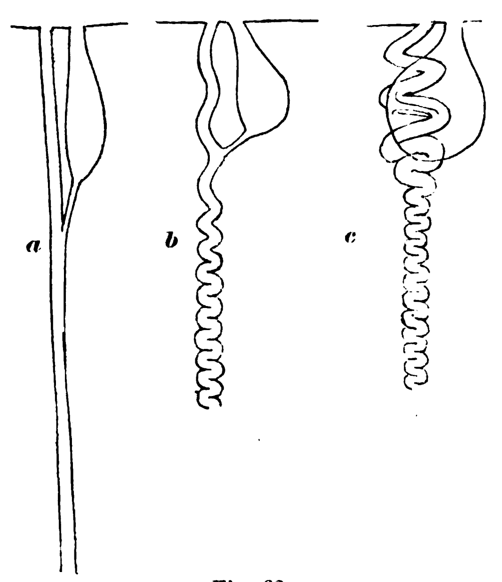


Fig. 62.
Versuch einer schematischen Darstellung für das Verhalten von Tasche und Flimmergang bei der Faltung.

Aus alledem scheint mir mit unzweifelhafter Sicherheit hervorzugehen, daß Tasche und Flimmergang bereits in einer von der heutigen wenig abweichenden Gestalt existierten, ehe der Leitungsweg jene schlangenförmig gebogene Gestalt anzunehmen begann. Wir kommen also zu einer Urform des Leitungsapparates, die in Fig. 62 *a* wiedergegeben ist.

Handelt es sich wirklich, wie aus dem Verhalten bei *Illex* hervorzugehen scheint, um eine ectodermale Tasche, so würden Tasche und Flimmergang eine Parallele liefern zu der Verschmelzung der nach DÖRING ectodermalen Eileiterdrüse mit dem Oviduct. Wir würden dann in dem Flimmergang einen alten, nun nicht mehr benutzten Leitungsweg vor uns haben.

Nehmen wir nun an, der jetzige Leitungsweg, von der Spermatophorendrüse an gerechnet, sei eine Neubildung, so sind verschiedene Möglichkeiten zu diskutieren. Entweder ist er mesodermal wie der hintere Abschnitt und durch Wucherung des Endes bis zum schließlichen Durchbruch an die Peripherie gelangt. Eine solche Wucherung müßte aber schon bei ihrer Anlage irgend eine Funktion haben und nur gleichsam zufällig nach außen durchbrechen, nun einen neuen Weg eröffnend. Das würde aber eine Differenzierung voraussetzen, die das Entstehen scharfer Knicke unmöglich gemacht hätte. Außerdem hätte eine Drüsenaussackung, die sich etwa gebildet hätte, nie diese für die Einmündung so unzweckmäßige Richtung eingeschlagen. Wir beobachteten nie, daß eine Anhangsdrüse ihr blindes Ende distalwärts richtet.

Oder man könnte annehmen, daß er sich von der Tasche abgespalten habe. Dann müßte das der Tasche entsprechende Stück ectodermal sein, eine Möglichkeit, die nicht durchaus von der Hand zu weisen ist.

Die Gleichartigkeit der Beschaffenheit des Flimmerganges und des Ausführganges der Spermatophorendrüse (Fig. 63) und der Umstand, daß die Cilien in beiden in der gleichen Richtung schlagen, läßt den Gedanken aufkommen, daß möglicherweise die Tasche ectodermal, der Flimmergang aber mesodermal ist. Wir hätten es dann mit einem ursprünglich selbständigen, mesodermalen Leitungsweg zu tun, der mit dem andern bis zum Ende des dritten Abschnitts verschmolzen ist. Folgende Überlegung erhebt diese Wahrscheinlichkeit zur Gewißheit. Wir haben an verschiedenen Stellen des Leitungsapparates das Auftreten von Wülsten beobachtet. Auffallenderweise entstehen solche Wülste immer da, wo zwei Gänge miteinander verschmelzen, wie z. B. im Blindsack, im Ausführgang der accessorischen Drüse und an der Basis der Needhamschen Tasche. Und ein genau solcher Wulst, der, wie die Abbildungen lehren, in der gleichen Weise aufgebaut ist, wie jene, durchzieht die ganze Spermatophorendrüse. Hier konnte sich ein solcher Überrest der verschmolzenen Wände halten, weil seine Existenz physiologische

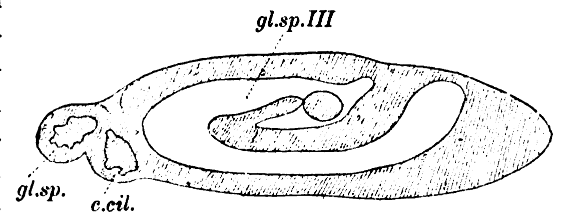


Fig. 63.
Abgangsstelle des Flimmerganges bei *Pterygioteuthis*, um die Gleichartigkeit der beiden Kanäle zu zeigen.

Bedeutung hatte. Im proximalen Vas deferens ist der Wulst verschwunden; in der Spermatophorendrüse ist die Verschmelzung unvollständig. Der Flimmergang endlich ist noch jetzt unverschmolzen.

Nur wenn die beiden Gänge eng aneinander lagen, konnten sie sich im gleichen Sinne knicken lassen. Es fand also die Bildung der Schlangenwindung erst statt, als die Verschmelzung bereits etwa ihren jetzigen Grad erreicht hatte. Vollständig konnte sie aber keinesfalls sein, da der Wulst ja heute noch existiert. Es muß also damals eine gewisse, wenn auch gleichförmige Differenzierung der Spermatophorendrüse bestanden haben.

Durch diese Erwägung kommen wir zu der merkwürdigen Tatsache, daß jeder einzelne Leitungsweg das Verschmelzungsprodukt von zwei Gängen darstellt, daß also die dibranchiaten Cephalopoden ursprünglich vier getrennte Leitungswege besaßen.

Es ist bisher verschwiegen worden, daß nicht nur beim männlichen, sondern auch beim weiblichen Geschlecht eine derartige Schlangenwindung des Leitungsapparates nachweisbar ist, wie aus der Abbildung des Oviducts von *Illex* hervorgeht (Fig. 64). Die Vermutung liegt nahe, daß, wenn die Vierzahl der Leitungswege im männlichen Geschlecht sich findet, sie auch im weiblichen Geschlecht die ursprüngliche Zahl darstellen muß. Wo ist nun das zweite Paar der Leitungswege im weiblichen Geschlecht? Es fehlt vollständig. Indessen findet sich, wie mir Döring mitteilt, in der Gleichartigkeit der ectodermalen Anlagen der Nidamentaldrüsen und der Eileiterdrüse, eine Tatsache, die die Vermutung nahe legt, es könnten auch die Nidamentaldrüsen die Endabschnitte zweier ursprünglich vorhandener Oviducte darstellen. Da sich nun aber von einem zweiten Oviductpaar nicht die geringste Anlage findet, wäre es meiner Ansicht nach nicht ausgeschlossen, daß der einzige Oviduct das Verschmelzungsprodukt zweier Gänge darstellt. Daß sich von einem Wulst hier nicht die geringste Spur findet, kann nicht wundernehmen, da ein solcher ja nur da sich halten konnte, wo er eine funktionelle Bedeutung behielt.

Anderseits müßte die geschilderte Schlangenlinie im weiblichen Geschlecht selbständig und abhängig entstanden sein oder wir haben in dieser nach der Verschmelzung zweier Gänge entstandenen Schlangenlinie den Ausgangspunkt für die Entwicklung sowohl des männlichen als auch des weiblichen Leitungsweges.

Das erstere scheint zunächst recht unwahrscheinlich zu sein; wie ich aber noch zu zeigen hoffe, würde gerade eine derartige

Convergenzerscheinung durchaus nichts Überraschendes sein. Man muß sich also hüten aus dem Vorhandensein dieser Figur bei beiden Geschlechtern voreilige Schlüsse ziehen zu wollen. Dagegen ist es von großem Interesse, die zweite Möglichkeit trotzdem näher ins Auge zu fassen.

Wir haben gesehen, daß im männlichen Geschlecht vor der Bildung der Schlangenlinie schon jene Tasche existierte, welche durch einen Verbindungsgang mit dem Hauptgang zusammenhing. Es ist nun selbstverständlich, daß wenn die Bildung der Schlangenlinie nicht eine bloße Convergenzerscheinung ist, auch diese Nebenumstände in beiden Geschlechtern vorhanden gewesen sein müssen. Ich habe schon vorhin darauf hingedeutet, daß die Genitaltasche mit der Eileiterdrüse in Verbindung gebracht werden kann. In diese Eileiterdrüse ist nun bei allen Dibranchiaten das Ende des Oviducts ein Stück hineingestülpt. Nehme man nun wieder die gleiche Figur als Ausgangspunkt für die schlangenförmige Zusammenschiebung, nur mit dem Unterschied, daß diesmal nicht die Spermatophoren bildenden Organe sich vergrößern und jener Verbindungsgang nicht in dem Grade reduziert wird, wie wir vorhin annahmen, so wird der letztere, anstatt sich von dem sich faltenden männlichen Gang mitnehmen und in die entgegengesetzte Lage bringen zu lassen, sich vielmehr in die ectodermale Tasche einstülpen. Auf diese Weise erhalten wir eine Bildung, die mit dem Bau der Eileiterdrüse überraschende Ähnlichkeit hat. Der Flimmergang entspricht jenem in die Eileiterdrüse eingestülpten Teil des Oviducts. Der distale Teil des männlichen Ganges verschwindet im weiblichen Geschlecht so spurlos wie der Flimmergang bei den männlichen Octopoden. Die Nidamentaldrüse bezeichnet vielleicht noch die Gegend, wo er ursprünglich mündet, wenn man voraussetzen will, daß solche Stellen besonders für die Bildung ectodermaler Einstülpungen disponiert sind[1].

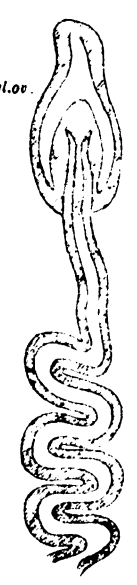


Fig. 64.
Oviduct von *Illex coindetii* (nach Döring).

[1] Sollte eine weitere Untersuchung den Nachweis bringen, daß das ganze distale Vas deferens ectodermal ist, so könnte dieser Teil möglicherweise der Nidamentaldrüse direkt homolog sein. Der Ausführgang der Spermatophorendrüse würde dann eine Art von Flimmergang im andern Geschlecht darstellen, der aber vollständig verschwunden ist.

Es sind also gewichtige Anhaltspunkte vorhanden, den Ausgangspunkt für die Entstehung der Schlangenlinie als eine beiden Geschlechtern gemeinsame Urform anzusehen. Die Vorfahren der jetzt lebenden Dibranchiaten waren demnach Zwitter.

Vielleicht bringt ein günstiger Zufall noch Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung, von der ich vollkommen überzeugt bin. Einstweilen möchte ich darauf verzichten, unter diesem Gesichtspunkt auf die Verbreitung des Hermaphroditismus bei den Mollusken, und auf die Frage, ob er ein primitives oder ein sekundär erworbenes Verhalten darstellt, näher einzugehen.

Auf einen Punkt möchte ich indessen noch zu sprechen kommen, nämlich daß auf jeden Fall zu der Zeit, als die Bildung der Schlangenlinie stattfand, schon eine gewisse Trennung der Geschlechter vorliegen mußte. Nur die Annahme, es sei schon damals der weibliche Gang bei den einen Individuen etwas reduziert, die Spermatophoren bildenden Abschnitte dagegen bis zu einem gewissen Grade differenziert gewesen, während im Gegensatz dazu bei den übrigen Individuen der weibliche Anteil betont wurde, nur diese Annahme macht den tatsächlich bei beiden Geschlechtern verschiedenen Verlauf der Faltung verständlich. Es würde also doch eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür bestehen, daß die Schlangenlinie selbst als eine Convergenzerscheinung aufgefaßt werden müßte.

Die Tatsache, daß der Wulst der Spermatophorendrüse schon existierte, ehe die Zusammenschiebung stattfand, macht es wahrscheinlich, daß Spermatophoren von einer gewissen Länge schon damals gebildet wurden. Polar differenziert konnten allerdings diese Spermatophoren nicht sein. Bevor sich die doppelte Umkehr festgesetzt hatte, mußte es gleichgültig sein, wenn die Spermatophoren bald mit diesem, bald mit jenem Ende voran die distalen Abschnitte erreichten. Die merkwürdige Einrichtung der doppelten Umkehr mußte also der Entstehung polar differenzierter Spermatophoren vorausgegangen sein.

Herr Professor MAYER in Neapel machte mich darauf aufmerksam, daß ähnliche Umkehrvorgänge bei Cypriden beobachtet worden sind, nur daß es sich dort nicht um Spermatophoren, sondern um enorm verlängerte Spermatozoen handelt.

Der Vergleich mit *Cypris* erwies sich als sehr fruchtbar für das theoretische Verständnis des Entstehens der Umkehr.

Aus der Arbeit von STUHLMANN, welcher die Geschlechtsorgane von *Cypris monacha* und *Cypris punctata* einer Untersuchung unterzog, geht hervor, daß die Spermatozoen, die bei einer Art die doppelte

Körperlänge erreichen, in einem langen Blindschlauch umkehren müssen. Es ist nun interessant, daß dieser Blindschlauch, wie er nachweist, nur eine Aussackung des Vas deferens darstellt, die in der Ontogenie erst relativ spät im Anschluß an einen einfachen Knick auftritt, der, wie es scheint, dadurch entstanden ist, daß das wachsende Vas deferens an dem unpaaren Auge auf Widerstand stieß und nach unten abzubiegen gezwungen war (Fig. 65). Mit zunehmendem Wachstum mußte sich der Knick verschärfen; ein Ausweichen war, wie aus der schematischen Abbildung ersichtlich ist, infolge der Anfangsrichtung des Vas deferens nur noch nach oben möglich. Es mußte also der Knick an dem Auge irgendwie oben entlang gleiten. Würde es sich nun um den Transport gewöhnlicher, kleiner Spermatozoen handeln, so könnten diese offenbar den schärfsten Knick ungehindert passieren. Anders ist es, wo wir Gebilde von einer gewissen Länge vor uns haben. Bei diesen würde sich beim Passieren eines derartig verschärften Knickes der Reibungswiderstand sehr unangenehm bemerkbar machen. Die nächste Reaktion des Organismus würde also darauf hinzielen,

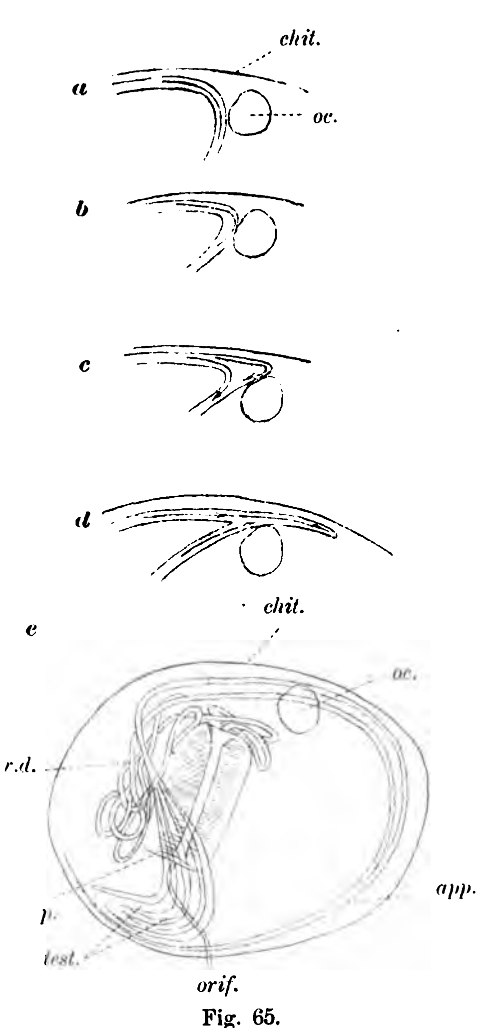


Fig. 65.
Schematische Darstellung des Entstehens der Umkehr bei *Cyprois monacha*. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* fünf Stadien der zunehmenden Verkürzung der Schale. Bei *a* können die Spermatozoen noch bequem passieren, bei *b* nur unter bedeutender Reibung; bei *c* beginnende Verschmelzung. Von den Spermatozoen stauen sich die einen in dem entstandenen Blindsack und verstopfen diesen; die andern passieren glatt wie bei *a*. Bei *d* hat die Länge des Blindsackes die Länge des Spermatozoons erreicht. Es können nun die sich im Blindsack stauenden Spermatozoen seitlich ausweichen und umkehren. Bei *e* ist der direkte Weg aufgegeben und die Umkehr zu einer definitiven Einrichtung geworden. Daher ist eine weitere Verschmelzung nicht mehr eingetreten.

einen möglichst geraden und glatten Weg für die großen Spermatozoen offen zu halten. Es würde eine teilweise Verschmelzung des Knicks und damit eine Erweiterung des Lumens an dieser Stelle eintreten. Damit würde zunächst die bequeme Passage der Spermatozoen gesichert sein. Verlängert sich aber das Vas deferens noch mehr, nimmt infolgedessen die Verschärfung des Knickes beständig zu, so muß immer wieder die gleiche Reaktion nötig werden, es wird also durch successives Verschmelzen der beiden Schenkel des Knickes und beständiges Weiterhinausrücken der verschmolzenen Partien schließlich ein derartiger Blindsack entstehen. Nun wäre zwar die glatte Passage vor dem Auge immer vorhanden, es könnte aber doch nicht verhindert werden, daß die Spermatozoen auch in den über das Auge weggeschobenen Teil des Lumens hineingeraten. Sie würden es immer häufiger tun, je mehr der Knick sich verschärfte, da der Blindsack viel mehr in ihre Bewegungsrichtung fällt, als der andre Schenkel des Knickes, in den sie eigentlich hinein sollen. Es würde anstatt einer glatten Passage eine Stauung entstehen. Der Blindsack ist also offenbar ein unzweckmäßiges Gebilde.

Man kann leicht zeigen, daß die Ansicht, es könne in dieser Weise durch (aktive) Verlängerung des Vas deferens ein derartiger Blindsack entstehen, unbedingt falsch ist. Bei einem aktiv hinausgeschobenen Knick würde vor allem die nächstliegende Reaktion die Rückbildung des unzweckmäßigen Gebildes sein. Es ist aber von vornherein ausgeschlossen, daß ein Knick sich durch aktive Verlängerung seines Ganges verschärft, denn der Gang würde sich immer in zweckmäßigen Grenzen halten, er würde sich aktiv nur so weit krümmen, wie es im Interesse der glatten Passage der Spermatozoen noch zulässig ist. Jede kleinste Abweichung würde durch entgegengesetzte Reaktion sofort ausgeglichen werden. Wenn trotzdem eine derartig zunehmende Knickung entsteht, so muß es sich um eine passive Bildung handeln. Nicht Verlängerung des Vas deferens, sondern Verkürzung der Schale ist die Ursache für das Entstehen des Blindsackes. Der Gang, dessen Länge immer die gleiche bleibt, wird durch die zunehmende Verkürzung der Schale passiv geknickt. Der Knick verschärft sich mehr und mehr. Die aktive Reaktion beschränkt sich darauf, immer in der geschilderten Weise einen geraden Weg offen zu halten, kann aber nicht das Entstehen des Blindsackes verhindern. So lange die Schale fortfuhr sich zu verkürzen, mußten alle Bemühungen, den Blindsack rückzubilden, erfolglos bleiben, da ja immer wieder neu verschmolzen werden mußte.

Alle Rückbildungsversuche konnten ihn höchstens spitzer machen. Die Spermatozoen werden aber in einem solchen Falle keineswegs immer den vorschriftsmäßigen Weg benutzen, sondern geradeaus in den Blindsack laufen und sich stauen. Sie werden zwar endlich doch herum kommen, aber einen bedeutenden Reibungswiderstand zu überwinden haben. Sobald nun der Blindsack die Länge der ihn passierenden Gebilde erreicht, ist die Möglichkeit eines seitlichen Ausweichens gegeben, während gleichzeitig die Schwierigkeiten, im Fundus des zugespitzten Blindsackes umzubiegen, noch gestiegen sind. Die Spermatozoen werden nun, wenn sie sich im Fundus stauen, nicht mehr umbiegen, sondern seitlich ausweichen und schließlich auf diese Weise in den andern Schenkel des Knicks gelangen. Von diesem Moment an ist der Blindsack zu einer zweckmäßigen Einrichtung geworden. Die weitere Verschmelzung des hinausrückenden Knicks unterbleibt, da es ja keinen Sinn mehr hat, einen direkten Weg offen zu halten. Wir finden daher, daß der Knick sich weit über das Auge hinweggeschoben hat, ohne daß auf der ganzen Strecke seine Schenkel verschmolzen wären. Nur eine Verlängerung der Spermatozoen muß auch eine Verlängerung des Blindsackes mit sich bringen. Die Länge des Blindsackes entspricht demnach immer der Länge der Spermatozoen. Bei *Cypris punctata* mit ihren Riesenspermatozoen umkreist er zweimal die ganze Innenseite der Schale.

Wir kommen also zu folgendem Resultat: Wenn Gebilde von einer gewissen Länge einen passiv sich verschärfenden Knick passieren müssen, so entsteht ein Blindsack, der zu einer Umkehrtasche werden muß, sobald seine Länge die Länge der ihn passierenden Gebilde erreicht hat, unter der Voraussetzung, daß die Verschärfung des Knickes schneller vor sich geht als das Eintreten der ausgleichenden Reaktion.

Daß die letztere Voraussetzung zutrifft, ist einleuchtend. Eine Verkürzung oder Verkleinerung der Schale bei Cypriden wäre nichts besonders Überraschendes; derartige Erscheinungen sind als Anpassungen an das Schweben im Wasser ungemein häufig. Wir wissen aber, daß auf äußere Einflüsse die äußere Form eines Tieres rascher reagiert als die inneren Organe, zumal hier, wo nur die Gestalt und Größe der Schale, nicht aber die inneren Organe für die Schwebefähigkeit von Wichtigkeit sein konnten.

Finden wir nun bei Cephalopoden derartige Umkehrtaschen im Vas deferens ausgebildet, so können wir mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß die zu ihrer Bildung führenden Knicke passiv ent-

standen sind. Wir können nun den Fall einer aktiven Verlängerung des Ganges bei gleichbleibendem Abstand der Fixationspunkte bestimmt ausschließen. Das Vas deferens hat seine Länge nicht geändert, aber der Abstand zwischen seinen Fixationspunkten hat sich verringert. Die Schlangenlinie ist demnach das Produkt einer Zusammenschiebung und ihre Ursache eine Verkürzung des ganzen Körpers.

Die passive Entstehung der Windungen hat man sich nicht grob mechanisch vorzustellen, sondern als direkte Reaktion. Der Leitungsweg wurde in jeder Ontogenie in der gleichen Länge angelegt, während die Gesamtlänge des Körpers von Ontogenie zu Ontogenie geringer wurde. Er mußte daher, wenn eine Verkürzung des Ganges nicht eintreten sollte, vor allem durch veränderte Lagerung reagieren, zunächst ohne Rücksicht darauf, ob dadurch im einzelnen zweckmäßige oder unzweckmäßige Zustände herbeigeführt wurden. Die Ontogenie ist nur eine Rekapitulation der Figur, die die phylogenetische Entwicklung des Vas deferens mit Rücksicht auf die gegebenen Druckverhältnisse hervorbringen mußte. Ohne die Gültigkeit mechanischer Gesetze für die Ontogenie bestreiten zu wollen, möchte ich doch daran festhalten, daß sie hier nicht so in die Erscheinung treten. Das Wachstum der Organe ist bereits mit Rücksicht auf ihre definitive Lagerung reguliert, so daß größere Gleichgewichtsstörungen nicht vorkommen. Es sind also auch die passiven Krümmungen in letzter Linie aktiv, nur daß sie einer höheren Zweckmäßigkeit gehorchen. Wenn beispielsweise ein Mensch durch eine Tür gehen will, die für ihn zu niedrig ist, so wird er sich bücken, und zwar ohne Rücksicht darauf, daß sein Magen etwas gedrückt wird, obwohl das eigentlich unzweckmäßig ist. Solche sekundäre Unzweckmäßigkeiten haben wir hier in der Verschärfung der Knicke.

Wir haben uns davon überzeugt, daß im Zusammenhang mit der Ausbildung eines Wulstes in der Spermatophorendrüse offenbar schon Spermatophoren von einer gewissen Länge gebildet wurden, ehe die Zusammenschiebung des Ganges stattfand. Die Spermatophoren hatten, wenn sie die Drüse verließen, noch drei Knicke zu passieren. Da der distale Teil nicht ein Verschmelzungsprodukt war und also wahrscheinlich nur die halbe Dicke der Spermatophorendrüse besaß, mußten hier besonders scharfe Knicke entstehen. Es mußte also auch hier wie im Vas deferens von *Cypris* zu einem Widerstand kommen zwischen der fortwährenden Verschärfung der Knicke und dem Bestreben, aus Gründen der Sparsamkeit und Zweck-

mäßigkeit, den Weg der Spermatophoren immer, unter möglichst geringer Reibung an den Wänden, so gerade wie möglich zu gestalten. Da nun der Leitungsweg fortfuhr sich zusammenzuschieben, so mußte an allen drei Knicken ein derartiger Blindsack entstehen, wie wir ihn bei *Cypris* beobachten. Tatsächlich haben wir in der accessorischen Drüse und der Spitze der NEEDHAMschen Tasche solche Blindsäcke vor uns, die sich notwendigerweise zu Umkehrstationen herausbilden mußten. Die Verschiedenheit ihrer Ausbildung geht auf zweierlei zurück. Einerseits wurde die accessorische Drüse zu einer Anhangsdrüse umgestaltet und infolgedessen beträchtlich verlängert, ein Prozeß, der wahrscheinlich mit einer Verlängerung der Spermatophoren Hand in Hand ging, anderseits mußte, sobald die Umkehr einmal feststand, eine polare Differenzierung der Spermatophoren Selectionswert besitzen. Diese konnte wohl dadurch zustande kommen, daß die umhüllenden Secrete so reichlich abgeschieden wurden, daß die Spermatophore beim Passieren der Spermatophorendrüse immer noch einen kleinen Schwanz von überschüssigem Secret nach sich zog. Wurde nun dieser in gleicher Weise wie der eigentliche Spermaschlauch im dritten Abschnitt mit einer Hülle umgeben, so war die polare Differenzierung fertig. Wurde die Spermatophore nun gleichzeitig verlängert, so war dadurch zwar eine Verlängerung der accessorischen Drüse notwendig, nicht aber eine solche der zweiten Umkehrstation. Das weichere Schwanzende konnte, wie bei *Sepiola* gezeigt wurde, sich krümmen und somit trotzdem ein seitliches Ausweichen der Spermatophore, also eine Umkehr ermöglichen.

Gegen diese Erklärung der doppelten Umkehr könnte sogleich der gewichtige Einwand gemacht werden, warum denn der Blindsack des distalen Vas deferens sich nicht zu einer derartigen Umkehrtasche ausgebildet hat. Allerdings hätten unbedingt drei Umkehrstationen entstehen müssen, wenn der Kanal überall die gleiche Dicke besessen hätte. Allein er muß eine Differenzierung gezeigt haben: der Blindsack bezeichnet die Lage einer drüsigen Verdickung des Kanals, die einen so scharfen Knick nicht gestattete, sondern der Spermatophore erlaubte, in der gewohnten Weise hindurchzugleiten. Ich möchte hier an das blinde Divertikel erinnern, das das distale Vas deferens bei den Decapoden ins Innere des Blindsackes entsendet, und das wahrscheinlich das Rudiment einer früher bedeutender entwickelten Anhangsdrüse darstellt. Praktisch käme es auf das gleiche hinaus, ob der geknickte Kanal selbst eine Strecke weit verdickt war oder ob eine zwischen seinen Schenkeln liegende

Drüse die Schärfe des Knickes milderte. Diese postulierte Drüse verlor offenbar mit dem Übergang zur Getrenntgeschlechtlichkeit ihre Bedeutung und wurde schleunigst rückgebildet. Möglich, daß die Stelle der ersten Umkehr, wo ja sowieso ein Blindsack entstehen mußte, ihre Funktionen übernahm. Die beiden Schenkel legten sich mit fortschreitender Rückbildung der Drüse eng aneinander an, so daß nunmehr doch ein scharfer Knick entstand. Zunächst war dadurch die Gefahr vorhanden, daß sich hier doch noch eine Umkehrstation bildete, die dann heillose Verwirrung angerichtet hätte, da die Spermatophoren soeben angefangen hatten, sich polar zu differenzieren. Es ist wohl möglich, daß dieser Fall unter pathologischen Umständen eintrat; solche Individuen waren aber von der Fortpflanzung ausgeschlossen, da ihre Spermatophoren nicht funktionieren konnten. Durch eine Verlängerung der Spermatophore konnte das Unglück noch eine Zeit lang hinausgeschoben werden. Inzwischen war aber die Zusammenschiebung des Kanals beendigt und eine weitere Verchärfung dieses Knickes fand nun nicht mehr statt. Wenn die aus ökonomischen Gründen für den Weg der Spermatophore notwendige Reaktion nun eintrat, kam es nicht mehr zur Entstehung eines Blindsackes, da das nutzlose Ende jedesmal bei weiterem Zurückweichen des Leitungsweges sogleich rückgebildet werden konnte.

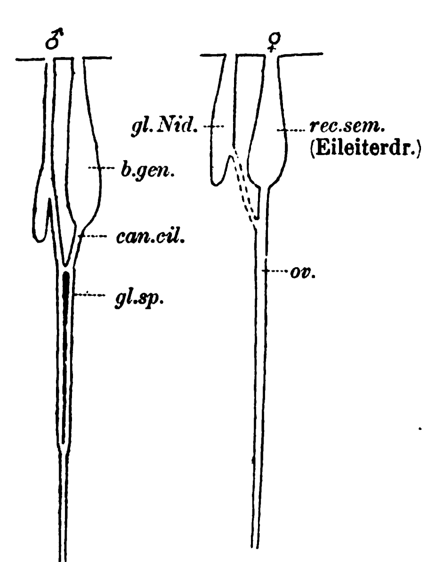


Fig. 66.
Hypothetischer Urleitungsapparat der Dibranchiaten vor der Bildung der Schlangenwindungen.

Die Folge war die successive Rückbildung des Blindsackes, die wir in der Dibranchiatenreihe beobachten, und die bei *Argonauta* und *Opisthoteuthis* endlich zum vollständigen Schwund des nutzlosen Gebildes geführt hat.

Um nun zu der Frage nach der Urform des Leitungsapparates zurückzukommen, so müssen wir eingestehen, daß wir unsre ursprüngliche Annahme, es habe sich, als die Zusammenschiebung stattfand, um einen undifferenzierten Gang gehandelt, aufgeben mußten. Fig. 66

stellt den Versuch einer Rekonstruktion des männlichen und weiblichen Leitungsweges vor der Zusammenschiebung dar. Wir haben im männlichen Geschlecht ein sehr langes Vas deferens, das sich zu einer Spermatophorendrüse schwach erweitert, in der man den Wulst erkennt. Von dieser gehen zwei dünne Gänge aus, von denen einer den Leitungsweg bildet und nach kurzem Verlauf eine Strecke weit drüsig verdickt erscheint, distalwärts sich aber wieder verengert, während der andre, dünnere, die Verbindung mit der leeren und daher vielleicht schon etwas rückgebildeten Tasche vermittelt. Im weiblichen Geschlecht dagegen ist diese Tasche noch in voller Funktion. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich in ihr ein Receptaculum seminis erblicke, indem ich daran erinnere, daß die Eileiterdrüse bei vielen Cephalopoden zur Aufnahme der Spermatophoren dient. Der Verbindungsgang ist dicker als der männliche Gang. Die Ausbildung des Wulstes und der drüsigen Verdickungen hat abgenommen, ohne daß jedoch eine Rückbildung des männlichen Ganges schon eingetreten wäre. Es ist schon auseinandergesetzt worden, wie durch Zusammenschieben dieser mutmaßlichen Urformen das jetzige Verhalten herbeigeführt wurde. Da wir erkannt haben, daß diese Zusammenschiebung eine gemeinsame Ursache in der Verkürzung des Körpers hatte, daß aber der Ausgangspunkt in beiden Geschlechtern verschieden war, so ergibt sich, daß wir es lediglich mit einer Convergenzerscheinung zu tun haben, wenn die Schlangenlinie bei beiden Geschlechtern nachweisbar ist. Eine gewisse Trennung der Geschlechter bestand schon vor der Zusammenschiebung.

Die Trennung der Geschlechter steht offenbar mit der Verkürzung des Körpers nicht in ursächlichem Zusammenhang. Es wäre aber möglich, daß beide Erscheinungen auf einer gemeinsamen höheren Ursache beruhen. Wir wissen, daß derartige Umbildungen den Wechsel der Lebensbedingungen zu begleiten pflegen. Es ist nun sehr naheliegend zu vermuten, daß die jetzt pelagisch lebenden dibranchiaten Cephalopoden, welche rudimentäre Schalen besitzen, ursprünglich nicht pelagisch lebten, daß sie erst beim Übergang zur pelagischen Lebensweise getrenntgeschlechtlich wurden und daß die Verkürzung des Körpers in irgend einer Beziehung zu der Rückbildung der Schale steht. Die jetzt lebenden Decapoden haben eine starre, innere Schale, die stets bis ans hintere Körperende reicht. Das Vorhandensein einer starren Schale ist die erste Bedingung für das Zustandekommen regelmäßiger Windungen. Wenn diese auf Verkürzung des Körpers zurückgehen, so muß auch die Schale früher

länger gewesen sein. Es scheint, daß Rückbildung der Schale und Verkürzung des Körpers immer Hand in Hand gegangen sind.

Wenn aber alle Umbildungen wirklich durch einen Wechsel der Lebensbedingungen hervorgerufen waren, so mußten sie gleichzeitig eintreten. Nun es sei! Wie sich aus einem Vergleich eines Sepienschulpes und einer Belemnitenschale ergibt, schritt die Rückbildung der Schale von hinten nach vorn fort. Angenommen, die Verkürzung des Körpers und die Trennung der Geschlechter begannen gleichzeitig, so begann die Verkürzung des Körpers und damit die Zusammenschiebung des Vas deferens am hinteren Ende des Körpers. Die Trennung der Geschlechter setzte ein in der Gestaltung der distalen (differenzierten) Teile des Leitungsapparates. Als die Zusammenschiebung diesen distalen Abschnitt erreichte, war schon eine gewisse Trennung der Geschlechter eingetreten. Das Resultat mußte in beiden Geschlechtern verschieden ausfallen, wie wir tatsächlich beobachten.

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die pelagisch lebenden, getrenntgeschlechtlichen Dibranchiaten aus nicht pelagisch lebenden, hermaphroditischen Stammformen mit längerem Körper und längerer Schale hervorgegangen sind.

Wie weit wir berechtigt sind, hieraus auf die Organisation der Belemniten irgendwelche Schlüsse zu ziehen, darüber will ich mir kein Urteil erlauben, da ich keinen sicheren Anhaltspunkt dafür gefunden habe, daß es sich in diesen Stammformen wirklich um Belemniten handelte.

Ich halte es für nicht ausgeschlossen, daß eine genauere Untersuchung des Leitungsapparates weitere Aufschlüsse in phylogenetischer Beziehung bringen könnte. Es scheint, daß das Studium hoch differenzierter Tiere unter Umständen mehr Schlüsse auf ursprüngliche Verhältnisse ermöglicht, als das Studium der sogenannten »primitiven Formen«. Diese sind nur zu oft das Resultat weitgehender Rückbildungen, während jene die altertümlichen Verhältnisse, wenn auch mannigfach ausgestaltet, getreu bewahrt haben. Ich hoffe, nach dem Abschluß der histologischen Untersuchung eine klarere Darstellung der phylogenetischen Umbildungen des Leitungsapparates geben zu können, als es mir zurzeit möglich ist.

Leipzig, im August 1906.

Literaturverzeichnis.

1817. CUVIER, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris.

1842. MILNE EDWARDS, Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacées des côtes de France. IV. Sur les spermatophores des Céphalopodes. Ann. sc. nat. (2.) t. XVIII.

1842. PETERS, Zur Anatomie der Sepiola. MÜLLERS Archiv.

1847. REINHARD u. PROSCH, Om Sciadephorus Mülleri (Eschr.). En Undersøgelse af I. T. REINHARD og V. PROSCH. Kgl. Danske Videnskabelige Selskabs naturvidenskabelige og mathemat. afdel. I. Bind. Kjöbenhavn.

1847. LEUCKART, Über die männlichen Geschlechtstheile der Sepiola vulgaris. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. XIII. Bd. I.

1850. DUVERNOY, Fragments sur les organes de génération de divers animaux Mémoires des l'Academie des sciences. Tome XXIII.

1852. H. MÜLLER, Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellten vergleichend-anatomische Untersuchungen. Diese Zeitschr. Bd. IV.

1852. VERANY u. VOGT, Mémoire sur les Hectocotyles et les mâles de quelques Céphalopodes. Ann. sc. nat. Tome XVII.

1853. H. MÜLLER, Über das Männchen von Argonauta argo und die Hectocotylen. Diese Zeitschr. Bd. IV.

1853. LEUCKART, Die Hectocotylie von Octopus carenae. Zool. Untersuchungen Heft III. Gießen.

1856. J. VAN DER HOEVEN, Beitrag zur Kenntnis von Nautilus. Amsterdam 1856.

1878. J. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. I. Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXII.

1880. —— Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI.

1880. W. VIGELIUS, Über das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederländ. Archiv f. Zoologie. Bd. V.

1881. A. E. VERRILL, North American Cephalopods. Transactions of the Connecticut Academy 1878—80.

1882. J. BROCK, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. II. Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882. S. 558.

1884. GROBBEN, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. V.

1886. —— Zur Kenntnis der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden.

1894. E. RACOVITZA, Notes de biologie. I. Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris. III. Moeurs et fécondation de la Rossia macrosoma. Arch. d. Zool. exper. (3.) T. II.

1896. G. JATTA, I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli (Sistematica), Monografia. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 23. Monogr.

1905. CHUN, Über einen unbekannt gebliebenen Flimmertrichter bei Cephalopoden. (Mit 8 Fig.) Zool. Anz. Bd. XXVIII, Nr. 19/20.

1906. CHUN, Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25, 26. Mit 5 Fig.

1906. MARCHAND, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des männlichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25, 26. Mit 3 Fig.

1906. W. TH. MEYER, Über den männlichen Geschlechtsapparat von Opisthoteuthis depressa (Ijima und Ikeda). Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 25, 26. (1 Fig.)

1906. —— Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. Heft 2.

(1886. STUHLMANN, Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und der Spermiogenese der Cypriden. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.)

Erklärung der bei der Figurenbezeichnung gebrauchten Abkürzungen.

a.(amp.), Ampulle des Vas deferens;
abor., aboraler Pol;
an., After;
app.(Appendix), Blindsack des distalen Vas deferens;
art., Arterie;
art.abd., *art.br.*, *art.gen.*, *art.pall.*, Abdominal-, Kiemen-, Genital- und Mantelarterie;
br.(branchia), Kieme;
b.(bursa)atr., Tintenbeutel;
b.gen., Genitaltasche;
b.N.(Needh.), NEEDHAMsche Tasche;
c.(can.)cil., Canalis ciliatus, Flimmergang;
can.vp., Wasserkanal;
cav.pall., Mantelhöhle;
coel., Cölom, Visceropericardialhöhle;
coec.int., Blindsack des Darmes;
coll., quellende Substanz;
coll.p., Hals des Penis;
c.br.(cor.branch.), Kiemenherz;
div.p.(pen.), Penisdivertikel;
div.coec., blinder Anhang;
d.(ductus)b.atr., *d.gl.atr.*, Ausführgang des Tintenbeutels;
d.gl.acc., Ausführgang der accessorischen Drüse;
d.gl.sp., *d.sp.*, Ausführgang der Spermatophorendrüse;
f.(fundus), Spitze der NEEDHAMschen Tasche;

fil., Endfaden;
gl.(glandula), Drüse;
gl.acc., accessorische Drüse (Prostata);
gl.atr., Tintenbeutel;
gl.Nid., Nidamentaldrüse;
gl.ov., Eileiterdrüse;
gl.per., Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang);
gl.sp.I, *II* u. *III*, erster, zweiter und dritter Abschnitt der Spermatophorendrüse (Vesicula seminalis);
hect., Hectocotylus;
int., Darm;
m.retr.cap., *m.retr.inf.*, *m.retr.pall.med.*, Rückziehmuskel des Kopfes, Trichters, Mantels;
nephr., Harnsack (Niere);
or.(orificium), Mündung, oraler Pol;
p.(pen.), Penis (distaler Teil der NEEDHAMschen Tasche;
rec.sem., Receptaculum seminis;
rect., Enddarm;
res.sp.II, sekundäres Spermatophorenreservoir;
sept.pall., Mantelseptum = *m.retr.pall.*;
st., Magen;
sp., Sperma;
t.(testis), Hoden;
term., Endabschnitt;
ur., Nierenpapillen (Ureter);
v.(vena), Vene;
v.abd., *v.pall.*, *v.br.*, *v.gen.*, Abdominal-, Mantel-, Kiemen-, Genitalvene;
v.d.(v.def.), Vas deferens;
v.d.dist., distales / *v.d.prox.*, proximales Vas deferens;
v.p., Visceropericardialhöhle (Cölom).

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Bipaliiden.

Von

Prof. Dr. **Josef Müller**
(Triest).

Mit Tafel XIX und XX.

Wenn in manchen Tiergruppen, speziell bei den Insekten, die Copulationsorgane ein wichtiges Kriterium zur Artunterscheidung abgeben, so gilt das für die Würmergruppe der Landtricladen im allgemeinen und der Bipaliiden im besonderen bei dem Mangel von charakteristischen äußerlichen Differenzierungen ihres Körpers in viel höherem Grade. Leider sind aber gerade in dieser Gruppe sehr viele Species anatomisch noch gänzlich unbekannt und nur nach äußeren Merkmalen, hauptsächlich nach der Färbung und Zeichnung des Körpers, beschrieben.

Um wenigstens in der Gruppe der Bipaliiden, mit denen ich mich schon früher beschäftigt habe, diese Lücke teilweise auszufüllen, habe ich auf Anregung meines hochgeschätzten Lehrers, Herrn Prof. v. Graff, etliche bisher bloß dem Exterieur nach beschriebene Arten hinsichtlich ihres Copulationsapparates untersucht und die Resultate in vorliegender Arbeit niedergelegt. Wie man sich bei der Beurteilung einer Species nach bloßen Färbungsmerkmalen täuschen kann, wird in zwei Fällen zu erörtern sein[1].

Auch zwei neue Species (*Bipalium sarasini* und *distinguendum*) werden im nachfolgenden beschrieben. Leider durfte die erstgenannte nicht geschnitten werden. Diese beiden Species eingerechnet, sind nach dem Erscheinen der v. Graffschen Monographie der Turbellarien, II. Bd. (Leipzig 1899), 19 neue Bipaliiden beschrieben

[1] *Bipalium jansei* = *marginatum* var. und *Bip. simrothi* ex parte = *distinguendum* nov. spec.



worden[1]. Eine Bestimmungstabelle derselben habe ich am Schlusse dieser Arbeit zusammengestellt.

Aus Gründen, die ich in meiner ersten Bipaliiden-Arbeit (in dieser Zeitschr., Bd. LXXIII, 1902, S. 76, Fußnote) auseinandergelegt habe, wurden auch in nachfolgenden Zeilen die als *Placocephalus* und *Perocephalus* beschriebenen Arten der großen Gattung *Bipalium* einverleibt und durchwegs unter diesem Namen angeführt. Die drei Gattungen *Bipalium* (s. str.), *Placocephalus* und *Perocephalus* sind auch durch den Bau der Copulationsapparate nicht auseinanderzuhalten. Sehr ähnliche Typen des Copulationsapparates kommen bisweilen bei Arten zweier der genannten Gattungen vor und umgekehrt sehr verschiedene Typen des Copulationsapparates in einer und derselben Gattung.

Interessant ist das Vorkommen von muskulösen Drüsenorganen, die den Adenodactylen von *Artioposthia* sehr nahe stehen, in der Gruppe der Bipaliiden (vgl. S. 432). Als eine phylogenetische Vorstufe der Adenodactylen dürften die im Nachfolgenden als »Adenocysten« bezeichneten, eigenartigen Drüsenorgane von *Bip. graffi* und *böhmigi* aufzufassen sein (vgl. S. 433). Auch sei erwähnt, daß Oviducte mit dorsoventral verschieden hohem und etwas verschieden gestaltetem Epithel, wie sie zuerst bei *Bip. penzigi* und einigen andern beschrieben wurden, in der Gruppe der Bipaliiden keine Seltenheit zu sein scheinen (vgl. S. 423 u. 427).

Die angewandten Schnitt- und Färbungsmethoden sind genau dieselben, wie die in meinem ersten »Beitrag zur Kenntnis der Bipaliiden«

---

[1] Verzeichnis der einschlägigen Literatur:

1902. Jos. Müller, Ein Beitrag zur Kenntnis der Bipaliiden. (Diese Zeitschr. Bd. LXXIII, S. 75—114, Taf. IV—VI.) — Enthält die Beschreibungen von *Bip. virile* n. sp., *graffi* n. sp., *böhmigi* n. sp., *phebe* (?) var. *transversefasciatum* n. v., *megacephalum* n. sp. und *penzigi* n. sp.

1903. Camillo Mell, Die Landplanarien der madagassischen Subregion. (Abhandl. Senckenb. nat. Ges., Bd. XXVII, S. 193—236, Taf. XXX—XXXII.) — Enthält die Beschreibungen von *Bip. tau* n. sp., *brauni* n. sp., *grandidieri* n. sp. und *marenzelleri* n. sp.

1903. F. F. Laidlaw, Report on the Land-Planarians. (Fasciculi Malayenses. I, S. 115—116.) — Enthält die Beschreibung von *Bipalium jalorense* n. sp.

1905. Rud. v. Ritter-Záhony, Landplanarien aus Java und Ceylon. (Mitteil. aus dem naturh. Mus. Hamburg, XXII, S. 163—200.) — Enthält die Beschreibungen von *Plac. niger* n. sp., *pictus* n. sp., *kraepelini* n. sp., *Bip. weismanni* n. sp. und *depressum* n. sp.

1906. Adolf Meixner, Zwei neue Landplanarien. (Zool. Anz., Bd. XXIX S. 665-671.) — Enthält die Beschreibung von *Bip. natuennse* n. sp.

(in dieser Zeitschr. Bd. LXXIII) verzeichneten, und es sei daher diesbezüglich auf die dortigen Angaben verwiesen. Ich bemerke nur, daß die von mir untersuchten Exemplare entweder sehr schlecht oder nicht besonders gut konserviert waren, so daß ich mich in den meisten Fällen auf feinere histologische Details nicht einlassen konnte.

Für die freundliche Überlassung des Untersuchungsmaterials, sowie für die Erlaubnis, im zoolog. Institute der Grazer Universität die Schnittserien anzufertigen, sei es mir gestattet, dem Vorstande des letzteren meinen wärmsten Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. J. Cori verdanke ich die Erlaubnis zur Benützung von Literatur aus der Bibliothek der zoolog. Station in Triest. —

Bipalium sarasini nov. spec.

(Taf. XIX, Fig. 1—3.)

Ziemlich gedrungen gebaut, nach vorn schwach, nach hinten fast geradlinig verengt. Kopfplatte mäßig groß, mit deutlich vortretenden aber nur schwach nach hinten gezogenen Öhrchen.

Oberseite schwarz, nicht weit hinter der Kopfplatte mit einer mäßig breiten, weißlichgelben Querbinde, die nach hinten in der Mitte spitzwinkelig vorspringt und an den Seiten je einen fast bis zum Hinterende reichenden Submarginalstreifen entsendet.

Die Unterseite erscheint (wenigstens in Alkohol) olivengrün mit grauer Beimengung; die Seitenränder sind gelblich gefärbt, die von einem sehr schwach hervortretenden, dunklen Saum umgebene Kriechleiste hat einen fast rein grauen Ton. Hinter der Halseinschnürung greift die gelbliche Querbinde der Oberseite auf die Ventralseite über, wird aber in der Mitte breit unterbrochen.

Die Körperlänge des einzigen mir vorliegenden Exemplars beträgt 17 mm, die Maximalbreite des Rumpfes fast 4 mm; ebensobreit ist die Kopfplatte. Auf der etwa $^1/_5$ der Körperbreite einnehmenden Kriechleiste sind zwei in die Quere gezogene Öffnungen zu sehen: etwa in der Mitte die Mundöffnung und 2,6 mm dahinter eine kleine Querspalte, die ich für den Geschlechtsporus halte. Der Körperquerschnitt erscheint dorsal sehr schwach gewölbt, ventral etwas dachförmig vortretend, seitlich schmal abgerundet.

Durch die schwarze Färbung des Kopfes und des vordersten Körperabschnittes erinnert diese Art an *Bip. haasei* Graff (Turbell. II, S. 438, Taf. XVIII, Fig. 11) aus Bangkok. Doch ist bei dem letztgenannten auf der hell gefärbten Oberseite nur ein schwarzer, breiter vorn einfach abgerundeter Medianstreif vorhanden.

Fundort: Bantimurong (Süd-Celebes). Von P. u. F. Sarasin gesammelt. —

Bipalium wiesneri Graff.

(Monogr. Turbell. II, 437.)

Das von mir geschnittene, im nachstehenden beschriebene Exemplar war fast 16 mm lang bei einer Maximalbreite des Körpers (in der Pharyngealregion) von 2 mm. Die Kopfbreite beträgt 2,9 mm, die des Halses 1,8 mm; die Kriechleiste nimmt etwa $^1/_5$ der Körperbreite ein. Die Mundöffnung ist fast 7 mm vom Vorderende entfernt, die Geschlechtsöffnung liegt 2 mm hinter der Mundöffnung.

Ein zweites Exemplar aus der Sammlung des zoolog. Instituts der Universität Graz ist 15 mm lang bei einer Körperbreite von 1,7 mm. Die Breite der Kopfplatte beträgt 2,5, die des Halses 1,5 mm; die Kriechleiste ist $^1/_5$ so breit als der Körper. Die Entfernung der Mundöffnung vom Vorderende beträgt 7 mm, die des Geschlechtsporus von der Mundöffnung 3 mm.

Daß bei dieser Species die Kriechleiste dunkler sei als der übrige Teil der Bauchseite, wie v. Graff (Turbell. II, S. 438) angibt, kann ich wenigstens bei den mir vorliegenden Spiritusexemplaren nicht wahrnehmen; ja sie scheint eher etwas heller als die umgebende Bauchfläche gefärbt zu sein, was übrigens auch aus der von Strubell nach dem Leben entworfenen Fig. 16 auf Taf. X der Graffschen Monogr. d. Turbell., II, hervorgeht.

Pharyngealapparat. Dieser ist am Ende der vorderen Körperhälfte gelegen und nimmt etwa $^1/_{15}$ der Gesamtlänge des Körpers ein. In der Mitte der Pharyngealtasche befindet sich die Mundöffnung. Nach seiner Form und Insertion kann der Pharynx am besten als »kragenförmig« (Graff, Turbell. II, S. 99) bezeichnet werden.

Copulationsapparat. — Ziemlich genau in der Mitte des Körpers, das Hinterende der Pharyngealtasche beinahe berührend (vgl. Taf. XIX, Fig. 4 und 5), beginnt der Copulationsapparat, der sich mit einer Länge von 1,7 mm nach hinten erstreckt und somit fast $^1/_{10}$ der Gesamtlänge des Körpers einnimmt.

Die Geschlechtsöffnung (*g*) führt durch einen mäßig langen Gang in das verhältnismäßig kleine und enge Atrium commune (*ac*). Dieses wird von einem auf der Ventralseite des Atriums cilientragenden Plattenepithel ausgekleidet, welches nur gegen die Peripherie des Atriums höher wird.

Der von der dorsalen Seite her in das Atrium commune einmündende Drüsengang (*drg*) ist ungefähr senkrecht zur Längsachse des Körpers orientiert, in seinem oberen Teile sackartig ausgeweitet, gegen die Mündung zu allmählich verschmälert. Die innere Auskleidung erfolgt durch ein im unteren Teile etwa kubisches in der oberen Ausweitung viel höheres Epithel, das stellenweise Cilien erkennen läßt. Wie gewöhnlich ziehen zum Drüsengang die mit Secret erfüllten Ausführgänge erythrophiler Drüsen.

Ziemlich kompliziert ist bei dieser Species die Muskulatur des weiblichen Begattungsapparates, welche schematisch auf Taf. XIX, Fig. 4, dargestellt ist. Der gesamte Drüsengang wird zunächst von einer aus innig verflochtenen Längs- und Ringfasern bestehenden Muscularis (*drm*) umgeben. Die übrige Muskulatur des weiblichen Begattungsapparates ist nicht gleichmäßig um den Drüsengang verteilt; es hat vielmehr eine Konzentration der Muskeln um den unteren, engen Teil desselben stattgefunden, wodurch eine physiologische Differenzierung des Drüsenganges in zwei Abschnitte erfolgt ist: einen oberen, sackartigen Teil, den Drüsengang im engeren Sinne und einen unteren, röhrenförmigen, muskelreichen Abschnitt, den wir analog wie bei *Bip. virile* M.[1] als »Vagina« bezeichnen können. Dieser eigen ist nun zunächst ein mächtiger Sphinctermuskel, der die Vagina in ihrer ganzen Ausdehnung umschließt. Am Sphincter selbst lassen sich zwei ziemlich scharf abgegrenzte Faserschichten unterscheiden: eine innere, der Vagina zunächst gelegene Schicht von derben Muskelfasern (*sph'*) und eine diese umfassende, äußere Hülle von viel feineren, gewellten Ringfäserchen (*sph''*). Dieser doppelte Sphinctermuskel wird wieder umgeben von der Muskelmasse des weiblichen Bulbus, die hauptsächlich aus dicken, vielfach verflochtenen Längsfasern besteht, welche die dorsale Wandung des Atrium commune mit dem Vaginalsphincter verbinden (*wlm*). Aber auch radiär verlaufende Muskelelemente (*wdm*) sind im weiblichen Bulbus vorhanden; sie spielen offenbar eine Rolle bei der Erweiterung der Vagina und sind mithin als Antagonisten des Vaginalsphincters aufzufassen. Der Drüsengang im engeren Sinne wird bloß von einem lockeren Geflecht von Muskelfasern verschiedener Richtung (Längs-, Ring- und Diagonalfasern) umgeben (*drm'*).

Die Vereinigungs- und zugleich Einmündungsstelle der Oviducte in den Drüsengang befindet sich an dessen dorsaler Wandung. Das Epithel der Oviducte ist ringsherum von ziemlich gleicher Höhe.

[1] Jos. Müller, Bipaliiden (l. c.), S. 91, Taf. V, Fig. 1 *v*.

Der männliche Copulationsapparat ist mächtig entwickelt; er nimmt weitaus den größten Teil des gesamten Copulationsapparates ein, was ebenfalls an die Verhältnisse von *Bip. virile* (l. c.) gemahnt.

Das den kurzen, kegeligen Penis enthaltende Atrium masculinum (Fig. 4 und 5 *am*) führt durch einen mäßig langen Ductus masculinus in das Atrium commune. Das verschieden hohe Epithel des Atrium masculinum bzw. Ductus masculinus ist an vielen Stellen von runden Löchern durchbrochen, durch die sich das Secret erythrophiler Drüsen entleert. Eine mehrschichtige Muscularis, bestehend aus zarten Ring- und Längsfasern, umgibt den Ductus und das Atrium masculinum und biegt auf die äußere Wand des Penis über (Fig. 5 *amm*). Von der Muskelmasse des weiblichen Copulationsapparates wird der Ductus masculinus durch eine dünne Bindegewebshülle mit zahlreichen Zellkernen (Fig. 5 *bdk*) isoliert.

Äußerst interessante Verhältnisse bietet der Ductus ejaculatorius. Er zerfällt nach der Beschaffenheit seiner Wandung in zwei Abschnitte: einen vorderen (proximalen), von einem hohen Epithel ausgekleideten Teil (Fig. 5 *de'*) und einen hinteren (distalen) mit eigentümlichen Drüsentaschen versehenen Abschnitt (*de''*).

Ein genaueres Bild des letztgenannten Abschnittes gibt uns Fig. 6 auf Taf. XIX. Hier sieht man zunächst das mit Cilien versehene Epithel (*ep''*), in dem ovale Kerne eingestreut sind. Mit *dr* sind die zahlreichen Drüsentaschen bezeichnet, von denen eine in der erwähnten Figur ausmündet. Sie stehen so gedrängt, daß sie sich gegenseitig abplatten. Was ihre Entstehung betrifft, so handelt es sich um Einstülpungen des Ductus-Epithels. Allerdings ist die epitheliale Auskleidung der Drüsentaschen nunmehr durch das angesammelte Secret stark deformiert und daher undeutlich; man erkennt aber wenigstens hier und dort in dem Secretbelage an den Wandungen der Drüsenräume eingestreut die Kerne der zerstörten Epithelzellen. (Über das Drüsensecret und die Zuführgänge desselben siehe weiter unten.)

Das den vorderen Teil des Ductus ejaculatorius auskleidende Epithel (Fig. 5 *ep'*) ist durch hier austretende, dicht gedrängte Secretstränge derartig durchbrochen, daß es auf Tangentialschnitten ein netzartiges Aussehen darbietet. Die Zellkerne sind basal gelegen. Stellenweise sind noch Cilien vorhanden.

Beide Abschnitte des Ductus ejaculatorius werden von einer gemeinschaftlichen, ziemlich kräftigen Muscularis (Fig. 4, 5 und 6 *dem*) eingefaßt, die aus einem Geflecht von Longitudinal-, Diagonal- und Circulärfasern besteht. Außerhalb derselben befindet sich eine aus

zartem Bindegewebe, mit eingestreuten Ringfäserchen bestehende Hülle (*rf*). Den Abschluß gegen das Körpermesenchym bildet eine mächtige Lage longitudinaler Muskelfasern (*blm*), die die Eigenmuskulatur des Bulbus penis darstellen.

Das in den Ductus ejaculatorius sich ergießende Secret stammt wie gewöhnlich aus Drüsen, die im Körpermesenchym außerhalb des Copulationsapparates gelegen sind. Von allen Seiten dringen die Ausführungsgänge dieser Drüsen in den Bulbus penis ein, durchziehen zunächst als äußerst zarte und daher nicht leicht sichtbare Streifen die Längsmuskelschicht desselben und vereinigen sich bei ihrem Austritt aus dieser Schicht zu dickeren Strängen, welche durch die Ringfaserschicht hindurch in die Muscularis des Ductus ejaculatorius eindringen (Fig. 6 *sg*). Hier biegen sie schräg nach hinten und innen, um je nach der Lage entweder zu den Drüsentaschen zu gelangen, oder durch das hohe Epithel des vorderen Ductusabschnittes hindurch sich direkt in diesen zu entleeren. Das Secret ist feinkörnig und von blaßrötlicher Farbe.

Die Vasa deferentia vereinigen sich bei * in Fig. 4, an der Grenze der Bulbusmuskulatur, zu einem ziemlich langen Ductus seminalis (Fig. 4 *ds*), der in das vordere Ende des Ductus ejaculatorius einmündet. Auch hierin stimmt die vorliegende Species mit *Bip. virile* überein, mit dem einzigen Unterschiede, daß bei der letztgenannten Art der Ductus seminalis erheblich kürzer ist.

Bipalium interruptum Graff.

(Monogr. Turbell. II, S. 454.)

Von dieser Species wurden drei Exemplare in Schnittserien zerlegt. Nur das größte, 13 mm lange Exemplar erwies sich als vollkommen geschlechtsreif, und wurde der unten folgenden Schilderung des Copulationsapparates zugrunde gelegt. Ein etwas kleineres, etwa 11 mm langes Individuum hatte noch nicht völlig ausgebildete Copulationsorgane, aber immerhin so weit entwickelt, daß sich die Übereinstimmung im Bau des Geschlechtsapparates mit dem erstgenannten Exemplar feststellen ließ. Das dritte Exemplar war bloß 7,2 mm lang; vom Copulationsapparat waren bloß die ersten Anlagen vorhanden.

Die Mundöffnung ist v o r, die Geschlechtsöffnung h i n t e r der Körpermitte gelegen; die Entfernung dieser beiden Öffnungen voneinander beträgt bei großen Exemplaren 1,3—1,5 mm. Die Kriechleiste ist $^1/_4$—$^1/_5$ so breit als der Körper.

Zur Augenstellung dieser Species möchte ich nur bemerken, daß sich außer der Kopfrandzone und den Halsflecken einzelne Augen über den ganzen Körper zerstreut (die Kriechleiste natürlich ausgenommen) vorfinden. Beachtenswert ist die Ausdehnung der dorsalen Halsflecken bis zum dunklen Medianstreif, ein Verhalten, das an *Bip. phebe* erinnert.

Pharyngealapparat. — Die etwa $^1/_7$—$^1/_8$ der Körperlänge einnehmende Pharyngealtasche birgt einen kragenförmigen Pharynx mit dorsaler Insertion im hinteren Drittel der Pharyngealtasche. Etwa in der Mitte der letztgenannten, an ihrer unteren Wandung, bricht die Mundöffnung durch.

Copulationsapparat. — Unmittelbar hinter dem Pharyngealapparat, die hintere Aussackung der Pharyngealtasche beinahe berührend, befindet sich der gedrungene Copulationsapparat, dessen mächtige Muskelmassen sich beinahe gleich auf den männlichen und weiblichen Abschnitt verteilen. Sowohl die Gesamtkonfiguration als auch manche Details erinnern lebhaft an die Verhältnisse bei *Bip. penzigi* M.[1].

Die Geschlechtsöffnung (Fig. 7 *g*) führt durch einen engen Copulationskanal in das kleine Atrium commune (*ac*), an dessen dorsaler Wandung dicht nebeneinander, aber doch deutlich durch eine schmale Brücke getrennt, der männliche Copulationskanal und der Drüsengang einmünden. Letzterer (*drg*) ist etwa senkrecht zur Längsachse des Körpers gestellt und wird von einem mäßig hohen, schleimabsondernden Epithel ausgekleidet. Außer Schleim ergießt sich in den Drüsengang auch das Secret erythrophiler Drüsen, die sich im Körpermesenchym vorfinden.

Die Muskulatur des weiblichen Copulationsapparates besteht aus einer mehrschichtigen, äußerst feinfaserigen Ringmuscularis (*drm*) und den mächtigen, größtenteils längsverlaufenden Fasern (*wlm*) des weiblichen Bulbus, in dem der Drüsengang vollständig eingebettet ist.

Die Oviducte (*od*) münden sehr nahe aneinander in den obersten Abschnitt des Drüsenganges ein. In ihrem Verlauf bis etwa zum Copulationsapparat ist das Cilienepithel ventral bedeutend höher als dorsal, genau so wie bei *Bip. penzigi* M.[2].

---

[1] Jos. Müller, Bipaliiden, S. 85 ff., Taf. VI, Fig. 2.

[2] l. c. S. 95, Taf. VI, Fig. 3.

Das den langen, pfriemenförmig zulaufenden Penis (*p*) enthaltende Atrium masculinum (*am*) wird von einer zarten Ringmuscularis umgeben, die sich gegen die Penisbasis etwas verstärkt. Der Ductus ejaculatorius (*de*) ist im Basalteile des Penis mit zwei taschenförmigen Einfaltungen des Epithels versehen, einer dorsalen (*dr'*) und einer ventralen (*dr''*), die durch eine im Medianschnitt zapfenartig erscheinende Brücke getrennt werden. Auch hierin bekundet sich die Übereinstimmung mit *Bip. penzigi* M.[1]. Offenbar dienen die beiden taschenförmigen Falten, so wie bei *Bip. penzigi*, zur Aufnahme des von Mesenchymdrüsen herstammenden erythrophilen Secretes, das sich übrigens auch in den eigentlichen Ductus ejaculatorius direkt ergießt. In den Drüsentaschen ist das Epithel mäßig hoch, es wird aber dann im Ductus ejaculatorius bedeutend höher und neigt hier zur Zottenbildung, um gegen das Ende des Ausspritzungskanals wieder an Höhe abzunehmen.

Die Penisbasis und ein Teil des Atrium masculinum werden von der mächtig entwickelten Bulbusmuskulatur umgeben. Den ganzen Copulationsapparat von der Dorsalseite umfassend ziehen längsverlaufende, gemeinschaftliche Muskelfasern (*gm*).

Voneinander schmal getrennt, münden die Vasa deferentia (*vd*) am freien Rande der zwischen den beiden Drüsentaschen gelegenen Gewebsbrücke aus.

Bipalium simrothi Loman.

(Notes from the Leyden Museum, XVII, 1895, S. 28; *Bipalium simrothi* Graff ex parte, Monogr. Turbell., II, S. 456, Taf. IX, Fig. 27 u. 28.)

Nachstehende Schilderung bezieht sich lediglich auf das von Graff auf Taf. IX, Fig. 27 u. 28 seiner Monographie abgebildete Exemplar. Die für eine »Varietät« des *simrothi* gehaltene, in Fig. 31 derselben Tafel dargestellte Form erwies sich nach Untersuchung des Copulationsapparates als eine grundverschiedene Art, die weiter unten unter dem Namen *Bipalium distinguendum* beschrieben werden soll. Wohin die auf Taf. IX, Fig. 29 u. 30 abgebildete Form gehört, muß erst eine spätere Untersuchung des Geschlechtsapparates entscheiden; nach der Zeichnung ist es wahrscheinlich, daß sie sich als ein *Bip. distinguendum* entpuppen wird.

Bezüglich der äußeren Merkmale von *Bip. simrothi* sei nur bemerkt, daß die Geschlechtsöffnung nicht so weit nach hinten verschoben erscheint, als es in der Monogr. d. Turbell. II, Taf. IX, Fig. 28

[1] Jos. Müller, l. c. S. 99, Taf. VI, Fig. 2 *t*.

dargestellt ist; sie liegt tatsächlich genau in der Mitte zwischen der Mundöffnung und dem Hinterende.

Der Pharyngealapparat nimmt fast $^{1}/_{5}$ der Körperlänge ein. Er enthält einen typisch kragenförmigen, reich gefalteten Pharynx.

Copulationsapparat. — Etwa 0,6 mm vom Hinterende der Pharyngealtasche entfernt, beginnt der Copulationsapparat (Taf. XX, Fig. 7), der in mannigfacher Beziehung merkwürdige Verhältnisse darbietet.

Der männliche und der weibliche Teil nehmen beiläufig denselben Raum ein und schmiegen sich eng aneinander. Die Geschlechtsöffnung (*g*) führt in einen engen Gang, der wenigstens in seinem oberen Teil als Atrium commune (*ac*) bezeichnet werden muß. Ohne scharfe Grenze geht dieser Gang in einen reichgefalteten und mit Seitentaschen versehenen drüsigen Raum (*x*) über, der seiner Lage nach dem bei den marinen und Süßwassertricladen als Uterus bezeichneten Abschnitt des weiblichen Copulationsapparates entspricht. Ob es sich auch im vorliegenden Falle um einen Uterus im physiologischen Sinne handelt, kann ich nicht entscheiden. Ein Teil des diesen Raum auskleidenden Flimmerepithels (in Fig. 7, Taf. XX, schwarz gehalten) ist von cyanophilem Drüsensecret in Form von länglichen oder rundlichen Klumpen dicht erfüllt, so daß von den Epithelzellen selbst und deren Kernen fast nichts zu sehen ist. Ein andrer Teil (in der erwähnten Figur doppelt konturiert) entbehrt jeder Einlagerung cyanophilen Drüsensecretes und erscheint in den vorliegenden, mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten intensiv rot. Die hier deutlich erkennbaren Epithelzellen sind schmal cylindrisch, mit mittelständigem, länglichem Kern; ihr Basalteil erscheint eigentümlich homogen und stark lichtbrechend. Der ganze in Rede stehende Raum wird von einer aus äußerst zarten Ring- und Längsfasern bestehenden Muscularis umgeben[1].

Ins Atrium commune mündet von hinten und oben her der Drüsengang (*drg*) ein, der das Secret zahlreicher erythrophiler Drüsen empfängt und scheinbar von einer lockeren Muscularis umgeben wird.

Die Oviducte (*od*) münden, von vorn und unten kommend, in die Seitenteile des oberen Abschnittes des Drüsenganges ein. Ihr Epithel ist ventral und dorsal von ziemlich gleicher Höhe; die Kerne

[1] In Fig. 7 auf Taf. XX nicht eingezeichnet.

der Epithelzellen erscheinen, namentlich an tangential geschnittenen Stellen des Oviductes, länglich, stäbchenartig, bisweilen schwach geknickt.

Der ganze weibliche Copulationsapparat wird von einem sehr lockeren, von Bindegewebe reichlich durchsetzten Muskelgeflecht (*wm*) umgeben.

Von der vorderen Seite des Atrium commune geht ein mit eingesenktem Epithel versehenes Divertikel aus, welches den schräg aufwärts ziehenden, männlichen Copulationskanal (*cc*) empfängt. Dieser ist sowohl durch ein hohes Flimmerepithel als auch durch besondere Hüllen scharf abgegrenzt. Dem Epithel unmittelbar anliegend befindet sich eine feinfaserige Ringmuscularis (*ccm*), um diese in einiger Entfernung eine zweite Ringfaserhülle (*ccm'*)[1]; dazwischen liegt eine zahlreiche Kerne enthaltende Bindegewebsschicht.

Das Atrium masculinum (*am*) wird von einem ziemlich homogenen, intensiv gefärbten Plattenepithel ausgekleidet. Das gleiche gilt auch für das Epithel des sehr plumpen Penis (*p*), mit Ausnahme der Penisbasis, wo das Epithel bedeutend höher und von großen, unregelmäßigen Vacuolen durchsetzt ist. Von Cilien lassen sich sowohl am Atrium als auch am Penis nur Spuren erkennen.

Der Ductus ejaculatorius (*de*) ist sackartig erweitert, sein zottenartig vorspringendes Epithel dicht mit eosinophilem Drüsensecret erfüllt und durch dasselbe ganz zerstört. Im basalen Teil des Ductus ist das coagulierte Secret von zahlreichen, dichtstehenden Blasen und Kanälen durchsetzt, und daher schwammartig, im apicalen Teil dagegen körnig. Reichliche Spermamassen sind im Inneren des Ductus ejaculatorius vorhanden und ebenso in einer mit diesem in Verbindung stehenden Blase, die wir als Vesicula seminalis (*vs*) bezeichnen müssen. In diese münden, voneinander getrennt, die beiden Vasa deferentia ein.

Der Drüsengang und die Vesicula seminalis liegen vollständig im Penis i. e. S. eingebettet. Daß auch die Bulbusmuskulatur sich größtenteils in den Penis hineinerstreckt, dürfte wohl damit zusammenhängen, daß sich der männliche Copulationsapparat bei der Fixierung im Ejaculationszustande befand.

Die Muskelfasern des männlichen Bulbus erscheinen wenigstens auf Sagittalschnitten sehr regelmäßig angeordnet: Lamellen von längsverlaufenden Fasern (*blm*) wechseln ab mit Schichten von quer oder schief durchschnittenen Fasern (*bqm*). Bei der Penisbasis

[1] Siehe die nachträgliche Berichtigung auf S. 445.



vorbei ziehen durch die Bulbusmuskulatur zahlreiche Drüsenausführgänge, die dem Ductus ejaculatorius zustreben (vgl. Taf. XX, Fig. 10).

Bipalium distinguendum nov. sp.

(*Bipalium simrothi* Graff ex parte, Turbell. II, S. 457, Taf. IX, Fig. 31.)

Wie bereits oben erwähnt, bezieht sich diese neue Art auf die von Graff (Turbell. II, S. 457) für eine Farbenvarietät des *Bip. simrothi* Lom. gehaltene und auf Taf. IX, Fig. 31 seiner Monographie abgebildete Form. Die völlige Verschiedenheit derselben von *simrothi* beweist die Anatomie des Copulationsapparates.

Zu den in der Graffschen Monogr. d. Turbell. (l. c.) erwähnten äußerlichen Unterschieden kann ich noch hinzufügen, daß bei der neuen Art die Kriechleiste nach vorn nur bis zum Vorderrande der ersten dunklen Querbinde reicht, während sie sich bei *simrothi* deutlich darüber hinaus erstreckt. Wenigstens verhalten sich so die beiden mir vorgelegenen Exemplare.

Der etwa $^1/_7$ der Körperlänge erreichende Pharyngealapparat birgt einen stark gefalteten, kragenförmigen Pharynx.

Copulationsapparat. — Die Geschlechtsöffnung (Taf. XIX, Fig. 8 *g*) führt durch einen mäßig langen Copulationskanal in das ziemlich ausgedehnte Atrium commune (*ac*), in dessen hinterem Teil der gemeinsame Genitalwulst zwei zapfenartige Vorsprünge bildet; einen größeren, durch den der langgestreckte, männliche Copulationskanal (*cc*) ausmündet, und einen kleineren, der vom Endteil des Drüsenganges (*drg*) durchzogen wird.

Ein weiblicher, kompakter Muskelbulbus fehlt hier; der von einem mäßig hohen Flimmerepithel ausgekleidete und von einer Muscularis umsponnene Drüsengang ist vielmehr im lockeren Muskelgeflecht des weiblichen Copulationsapparates bzw. des gemeinsamen Genitalwulstes (*wm*) eingebettet.

Die Oviducte (*od*) verschmelzen am Ende (bei * *) zu einem kurzen Eiergang, der in das oberste Ende des Drüsenganges einmündet. Ihr Epithel ist in dem vor der Geschlechtsöffnung gelegenen Abschnitte ventral ein wenig höher als dorsal.

Das Atrium masculinum (*am*) sowie der männliche Copulationskanal (*cc*) werden von einer deutlichen, aus Ring- und Längsfasern bestehenden Muscularis umgeben.

Der langgestreckte, röhrenförmige Ductus ejaculatorius (*de*) durch-

zieht den ganzen Penis (*p*) und den größten Teil des Bulbus. Seine mäßig hohe, nicht gefaltete Epithelschicht ist an ihrer dem Ductus ejaculatorius zugekehrten Seite mit kugeligen oder länglichen Secretmassen teilweise vollgepfropft, die wie gewöhnlich von außerhalb des Copulationsapparates gelegenen Drüsen herstammen. Um den Ductus ejaculatorius befindet sich im Bulbus penis eine ansehnliche feinfaserige Ringmuskelschicht (*rm*), und zwischen dieser und dem Ductus selbst eine dünne Schicht längsverlaufender Fasern, die wahrscheinlich bindegewebiger Natur sind (*bg*).

Die Bulbusmuskulatur besteht größtenteils aus dichten Längsfasern (*blm*), die sich teils an der Ringmuskelschicht des Ductus ejaculatorius anheften, teils das Vorderende des Ductus umkreisen. Die Vasa deferentia vereinigen sich bei * zu einem ziemlich langen Ductus seminalis (*ds*).

Bipalium marginatum var. jansei.

(= *Bipalium jansei* Graff, Turbell., II, S. 443.)

Diese auf Grund der Färbung als eigne Art beschriebene Landplanarie erwies sich nach Untersuchung des Copulationsapparates als eine Farbenvarietät von *Bip. marginatum* Loman, genauer als eine Varietät jener Species, die Graff (Turbell., II, S. 420) nach drei Exemplaren aus Buitenzorg für *Bip. marginatum* Loman hält. In allen wesentlichen Punkten stimmt der Copulationsapparat von *Bip. jansei* mit jenem von *Bip. marginatum* überein, speziell auch bezüglich des für die letztgenannte Species so charakteristischen Ringmuskelgeflechtes um den Ductus ejaculatorius und der in diesen vorspringenden Epithelzotten[1]. Daß bei dem vorliegenden Exemplar von *Bip. jansei* der Ductus ejaculatorius nicht in Schleifen gelegt ist, sondern ziemlich gerade verläuft, und daß das Atrium commune durch den Genitalwulst stärker eingeengt erscheint als bei dem in Textfig. 61 der Graffschen Monographie abgebildeten Exemplar, fällt nicht in die Wagschale, da dies individuelle Zufälligkeiten sind, die von dem verschiedenen Contractionszustande des Tieres abhängen.

Nur einen scheinbaren Unterschied habe ich konstatieren können. Bei *Bip. jansei* vereinigen sich nämlich die Vasa deferentia vor ihrem Eintritt in den Ductus ejaculatorius zu einem kurzen, unpaaren »Ductus seminalis«, während sie bei *Bip. marginatum* nach Textfig. 61

[1] Vgl. Graff, Turbell., II, Taf. XLIII, Fig. 2.

in Graffs Monographie separat in den Ausspritzungskanal einmünden. Ob nun dieser Unterschied tatsächlich besteht, oder ob etwa der kurze Ductus seminalis bei *Bip. marginatum* übersehen wurde, muß eine nachträgliche Untersuchung der letztgenannten Art entscheiden. Aber auch im ersteren Falle würde dieser kleine Unterschied bei der sonstigen weitgehenden Übereinstimmung im Baue des Copulationsapparates nicht genügen, um etwa *Bip. jansei* und *marginatum* spezifisch zu trennen[1]. Nicht unerwähnt soll auch bleiben, daß die beiden in Rede stehenden Formen an demselben Fundort (Buitenzorg auf Java) gesammelt wurden.

Zur Beschreibung des Copulationsapparates von *Bib. marginatum* in der Graffschen Monographie (S. 213) habe ich auf Grund der Untersuchung der var. *jansei* hinzuzufügen, daß auch hier im Körpermesenchym gelegene, schwach erythrophile Penisdrüsen vorhanden sind, deren Ausführgänge in Form zarter Streifen die Bulbusmuskulatur durchsetzen und sich durch die Epithelzotten hindurch in den Ductus ejaculatorius entleeren. Die Auflösung des Ringmuskelgeflechtes des Ductus ejaculatorius in sogenannte »Muskelreifen« (vgl. Turbell. II, Taf. XLIII, Fig. 2 *mr*) wird eben dadurch bedingt, daß die Ausführgänge der Penisdrüsen durch die Muskelschicht hindurchtreten.

Die Färbung der Bauchseite der von mir geschnittenen Type des *Bip.* (*marginatum* var.) *jansei* stimmt nicht mit Fig. 31 auf Taf. XII (Turbell. II) überein; es ist fast nichts von den Farbendifferenzen zu erkennen, die in obengenannter Figur dargestellt sind, die ganze Ventralseite erscheint, mit Ausnahme der äußersten Ränder, die braun sind, und der dunklen Halsflecken, fast einfarbig weißgelb. Es ist daher anzunehmen, daß die Färbung durch Einwirkung des Alkohols ausgeblaßt ist.

Die Kriechleiste ist fast $^1/_4$ so breit als der Körper. (In Fig. 31, Taf. XII, Turbell. II, ist sie entschieden zu schmal dargestellt.)

Nach Aufhellung der vorliegenden Type in Zedernholzöl, konnte man am Kopfrande eine Zone äußerst dicht stehender, kleiner Augen wahrnehmen, von denen sich aber nur sehr wenige auf die Dorsalfläche der Öhrchen erstreckten. Ventral ist jederseits ein dichter »Halsfleck« vorhanden, der sich am Hinterrande der Öhrchen bis zu

[1] Nach Fertigstellung dieser Zeilen konnte ich in Graz die Graffschen Präparate des *Bip. marginatum* untersuchen und fand, daß auch bei diesem ein unpaarer Ductus seminalis vorhanden ist, womit die völlige Übereinstimmung mit *jansei* erwiesen ist.

deren Spitze fortsetzt. Von dorsalen »Halsflecken« war nichts zu erkennen.

Einzelne, sehr zerstreute Augen finden sich in den seitlichen Partien der Ventralfläche fast bis zum Hinterende des Körpers.

Der Pharyngealapparat hatte nach dem aufgehellten Exemplar eine Länge von 12 mm.

Bipalium strubelli Graff.

(Monogr. Turbell., II, S. 440.)

Das von mir anatomisch untersuchte Exemplar aus der Sammlung des Zool. Instituts in Graz war 33,5 mm lang. Die Mundöffnung befand sich 20 mm, die Geschlechtsöffnung 25,2 mm vom Vorderende entfernt. Die Kopfbreite betrug 7,5 mm, die Halsbreite 3,5 mm, die Maximalbreite des Rumpfes 5,2 mm und seine Höhe 2,2 mm.

Die Zeichnung der Oberseite entsprach genau der Fig. 14 auf Taf. XI der Monogr. Turbell. II; nur scheint die Färbung durch den Einfluß des Alkohols ausgeblaßt zu sein. Die dunklen Zeichnungen waren nämlich nicht schwarz, sondern heller oder dunkler braun und die feinen braunen Flecken waren ganz geschwunden[1]. Die Grundfarbe war nicht mehr gelb (wie Graff in seiner Monogr. II, 440 beschreibt) sondern weißlich. Die Ventralseite war fast einfarbig weißlichgelb, die Kriechleiste kaum heller.

Der Pharyngealapparat nimmt über $^1/_7$ der Körperlänge ein; der Pharynx ist typisch kragenförmig.

Copulationsapparat. — Bereits Graff[2] hat auf Grund äußerer Merkmale die nahen Beziehungen dieser Species zu *Bip. marginatum* hervorgehoben. Daß dieselben auch im inneren Bau begründet sind, beweist die Morphologie des Copulationsapparates (Taf. XX, Fig. 1), der entschieden dem *marginatum*-Typus angehört.

Allgemeine Merkmale dieses Typus sind: ein mehr oder minder langgestreckter, männlicher Bulbus; ein ebenfalls langgestreckter, röhrenförmiger, mit vorspringenden Epithelzotten versehener Ductus ejaculatorius; um diesen eine Ringmuscularis, dann eine Bindegewebsschicht und außerhalb derselben wieder eine ansehnliche Ringmuskelhülle, die von den Ausführgängen der Penisdrüsen durchzogen

---

[1] Bei einem zweiten Exemplar aus der Grazer Sammlung haben sich hingegen diese Fleckchen deutlich erhalten und auch die Längsstreifen der Dorsalseite sind viel dunkler als beim oben besprochenen Exemplar, fast schwarz.

[2] Turbell., II, S. 420.



wird und dadurch auf Längsschnitten mehr oder minder deutlich in einzelne Faserbündel (»Muskelreifen«) zerlegt erscheint, die aber in ihrem weiteren Verlauf um den Ductus ejaculatorius miteinander anastomosieren[1]. Drüsengang nach hinten geneigt, mit hohem, zotten- oder leistenartig vorspringendem Epithel. Schließlich sei erwähnt das Vorhandensein eines Ductus seminalis und der Mangel eines kompakten weiblichen Bulbus.

Zu diesem Typus gehören: *Bipalium marginatum*, *strubelli*, *rigaudi* und *haberlandti*. Der letztere weicht nur insofern etwas ab, als das Epithel des Ductus ejaculatorius keine deutliche Zottenbildung aufweist. Sonst treten alle die für den *marginatum*-Typus charakteristischen Merkmale gerade bei *haberlandti* in besonders prägnanter Ausbildung hervor.

Was nun speziell den Copulationsapparat von *Bip. strubelli* betrifft, so kann ich mich darauf beschränken, auf die Unterschiede, die zwischen ihm und *marginatum* bestehen, hinzuweisen; die anatomischen Verhältnisse des letztgenannten, speziell seines Copulationsapparates, sind in der GRAFFschen Monogr. d. Turbell. II, S. 213, Textfig. 61, dargestellt.

Vor allem fällt die relative Größendifferenz des Copulationsapparates auf; bei *strubelli* (Taf. XX, Fig. 1) nimmt derselbe etwa ein Drittel, bei *marginatum* (GRAFF, Turbell. II, Textfig. 61) den größten Teil der Körperdicke ein. Der Ductus ejaculatorius verläuft hier wie dort in horizontalen Schleifen[2]; doch sind die denselben umgebenden Hüllen, die Bindegewebshülle (*bg*) und die äußere Ringfaserschicht (*mrm*) bei *Bip. strubelli* viel weniger scharf voneinander geschieden; auch zeigt die letztgenannte lange nicht so deutlich die Zerlegung in Faserbündel, wie bei *Bip. marginatum.* Schließlich ist der Bulbus penis bei *Bip. strubelli* ärmer an Muskelelementen und daher lockerer.

Bipalium rigaudi Graff.

(Monogr. Turbell., II, S. 441.)

Augenstellung. — Auf der Kopfplatte sind die Augen in einer dichten Randzone angeordnet, die nach innen zu allmählich

[1] Zur besseren Illustrierung dieser Verhältnisse sei auf Taf. XLI, Fig. 1—3 und Taf. XLIII, Fig. 2 der GRAFFschen Monogr. der Turbell., II, verwiesen, wo verschiedene Schnitte durch den Copulationsapparat von *Bip. marginatum* und *haberlandti* abgebildet sind. Diese beiden Arten zeigen nämlich die sog. »Muskelreifen« aufs deutlichste.

[2] In Fig. 1 auf Taf. XX nicht dargestellt.



lockerer wird; einzelne Augen reichen bis in die Nähe des schwarzen Querbandes. Die Öhrchen selbst sind so ziemlich in ihrer ganzen Ausdehnung mit Augen bestreut. Die beiden aus äußerst dicht gedrängten Augen bestehenden Halsflecken befinden sich auf der ventralen Seite des Körpers, unmittelbar hinter den Öhrchen; nach hinten lockern sie sich allmählich auf, wobei einzelne Augen in den seitlichen Partien der Ventralfläche fast bis zum Hinterende des Körpers verfolgt werden können.

Copulationsapparat. — Wie bei der Besprechung der vorigen Species erwähnt wurde, gehört auch *Bip. rigaudi* seinem Copulationsapparat nach zum *marginatum*-Typus. Die hauptsächlichsten Unterschiede der vorliegenden Art von *Bip. marginatum* im Bau der Copulationsorgane sind folgende.

Der ziemlich gerade verlaufende Ductus ejaculatorius (Taf. XX, Fig. 2 *de*) ist von einem Epithel ausgekleidet, das etwas verschieden gestaltete leistenartige Vorsprünge bildet. Dies rührt davon her, daß sich hier die den Ductus ejaculatorius umgebende Bindegewebshülle (*bg*) in die vorspringenden Leisten hineinerstreckt, während bei *Bip. marginatum* nur das Epithel an der Leistenbildung beteiligt ist. Auch sind die Vorsprünge nicht über den ganzen Ductus ejaculatorius verteilt, sondern hauptsächlich im hinteren Abschnitt desselben ausgebildet. Der vordere, ausgesprochener Faltenbildungen entbehrende Abschnitt ist dafür von einer verhältnismäßig starken Ringmuscularis umgeben, die sich auf den ziemlich langen Ductus seminalis (*ds*) fortsetzt. Die den ganzen Ductus ejaculatorius umgebende, äußere Ringmuskelhülle (*mrm*) ist gegen die Längsfaserschicht (*blm*) weniger scharf abgegrenzt und weniger regelmäßig in Faserbündel zerlegt.

Besonders charakteristisch für diese Art scheint der Besitz von muskulösen Drüsenorganen zu sein, die vom Genitalwulste aus papillenartig in das Atrium commune vorspringen und eosinophiles Drüsensecret durch einen engen Spalt ins Atrium ergießen. Das eine Drüsenorgan (Fig. 2 *mdr*) liegt unmittelbar hinter der Ausmündungsstelle des Drüsenganges; zwei andre (in der zitierten Figur nicht eingezeichnete) befinden sich zu beiden Seiten des Endabschnittes des männlichen Copulationskanals.

Diese muskulösen Drüsenorgane von *Bip. rigaudi* erinnern sehr an die bei *Artioposthia* vorkommenden, als Adenodactylen bezeich-

neten Organe[1]; nur sind sie bedeutend kürzer als diese, und scheinen auch histologisch nicht genau übereinzustimmen.

Drüsige Gebilde von kugeliger oder länglicher Gestalt, die sich im gemeinsamen Genitalwulst befinden und durch einen Spalt ins Atrium commune einmünden, habe ich in dieser Zeitschr. Bd. LXXIII, S. 89, bei *Bipalium graffi* und *böhmigi* beschrieben. Diese hier auftretenden Organe, die ich mit dem Namen »Adenocysten« bezeichnen möchte, unterscheiden sich von den Drüsenorganen des *Bip. rigaudi* eigentlich nur dadurch, daß sie nicht zapfenartig vorspringen. Es liegt der Gedanke nahe, daß die Adenocysten eine phylogenetische Vorstufe der bei *Bip. rigaudi* auftretenden papillenartig vorspringenden Drüsenorgane darstellen, und daß auch die echten Adenodactylen von *Artioposthia* von Adenocysten abzuleiten sind.

Bipalium adensameri Graff.

(Monogr. Turbell., II, S. 431.)

Mir lag die einzige vorhandene Type dieses *Bipalium* vor. Die Untersuchung derselben gibt mir Veranlassung zu folgenden Ergänzungen bzw. Berichtigungen der Originalbeschreibung. Die Entfernung der Mundöffnung vom Vorderende des Körpers beträgt 12 mm, die der Geschlechtsöffnung vom Vorderende 19,6 mm. Die Kopfplatte ist 3 mm breit und ebensoviel beträgt die Maximalbreite des Rumpfes. Die Querschnittsform des Körpers ist rein elliptisch, Rücken- und Bauchseite sind also gleichmäßig gewölbt; die Kriechleiste tritt nur wenig vor.

Die Augen bilden eine lockere Kopfrandzone, ferner jederseits in der Halsregion einen dorso-latero-ventralen Halsfleck, der sich mit einzelnen zerstreuten Augen auf die Dorsalseite der Öhrchen fortsetzt. Von den Halsflecken an lassen sich einzelne Augen in den Seitenpartien des Körpers bis zum Hinterende verfolgen.

Copulationsapparat. — Charakteristisch für diese Species ist das Vorhandensein eines verhältnismäßig großen Darmabschnittes unmittelbar vor dem Copulationsapparat. Durch diesen Darmabschnitt wird die große Lücke zwischen dem Pharyngeal- und dem Copulationsapparat (etwa 3,2 mm) vollständig, auch in der Medianebene des Körpers, ausgefüllt.

[1] Graff, Turbell., II, S. 179 ff.

Der Geschlechtsapparat (Taf. XX, Fig. 4) ist auf den ersten Blick dadurch gekennzeichnet, daß außer dem männlichen auch ein weiblicher, kompakter Bulbus vorhanden ist, der den männlichen Bulbus nicht berührt[1].

Der Drüsengang (*drg*) ist langgestreckt, fast überall von gleicher Breite und wird von einem verhältnismäßig niedrigen, cilientragenden Epithel ausgekleidet. Eine ziemlich dicke, aus sehr feinen Fäserchen bestehende Ringmuskelschicht (*drm*) umgibt den ganzen Drüsengang, der außerdem noch in der Muskelmasse des etwa rundlichen, weiblichen Bulbus (*wm*) eingebettet liegt. Die Beschaffenheit und gegenseitige Lagerung der Muskelfasern des weiblichen Bulbus veranschaulicht Fig. 9 auf Taf. XIX. Die eingezeichneten Kerne sind Bindegewebskerne, die in der Muskelmasse eingestreut sind. Außerdem sieht man darin äußerst feine, ziemlich parallel verlaufende, in der Figur rot gezeichnete Fäden; es sind dies feine Secretzüge erythrophiler Drüsen, die durch die Muskelmasse hindurch dem Drüsengang zustreben.

Das Atrium masculinum (*am*) mündet getrennt vom Drüsengang in das Atrium commune ein. Es wird von einer sehr deutlichen Muscularis umgeben, die aus einer inneren (d. h. der Atriumhöhle zugewandten), mehrfachen Ringfaserschicht und einer äußeren Längsfaserschicht besteht.

Der Ductus ejaculatorius (*de*) ist durchweg einfach, röhrenförmig und auf den konischen Penis (*p*) beschränkt. Sein verhältnismäßig niederes Flimmerepithel wird von einer Ringmuscularis umgeben und diese ihrerseits von einer hellen, bindegewebigen, im vorderen Teile des Ductus von Ringfasern durchsetzten Schicht. Außerhalb derselben befindet sich wiederum eine Muskelhülle (*mrm*) aus Ringfasern bestehend, welche durch schiefe Spalten in einzelne, miteinander anastomosierende Bündel zerlegt erscheint.

In Form einer Halbkugel umfaßt der männliche Bulbus die Basis des Penis. Regelmäßig wechseln Längsfaserlamellen mit quer oder schief verlaufenden Faserbündeln ab. So entsteht eine kompakte Muskelmasse (*bm*), die nur gegen die Penisbasis von den aus dem Körpermesenchym hereinziehenden Drüsenausführgängen durchbrochen wird.

[1] Ein kompakter weiblicher Muskelbulbus ist auch bei *Bip. interruptum* (vgl. diese Abhandlung, S. 423, Taf. XIX, Fig. 7) und bei *Bip. penzigi* (vgl. diese Zeitschr., Bd. LXXIII, Taf. VI, Fig. 2) vorhanden, doch berührt er hier den männlichen Bulbus.



Die Vasa deferentia vereinigen sich zu einem kurzen Ductus seminalis (*ds*), der in den Ductus ejaculatorius hineinführt. Die Oviducte (*ov*), deren Epithel überall ziemlich gleich hoch ist, münden dicht nebeneinander in den obersten Teil des Drüsenganges.

Bipalium semperi (Graff).

(*Placocephalus semperi* Graff, Turbell., II, S. 474.)

Das von mir geschnittene Exemplar aus der Grazer Instituts-Sammlung war etwa 90 mm lang, bei einer Maximalbreite von 5 mm. Die Breite der Kopfplatte beträgt 3,5 mm, jene des Halses 3 mm, die Entfernung der Mundöffnung vom Vorderende 40 mm, jene der Geschlechtsöffnung vom Vorderende 64 mm. Die Kriechleiste nimmt etwa $^1/_5$ der Körperbreite ein.

Die Rückenfarbe ist bräunlichgelb, ohne Spuren von Längsstreifen[1]. Die Seitenteile des Bauches sind ebenso wie die Dorsalseite gefärbt; gegen die weißliche Kriechleiste zu wird hingegen die Färbung dunkler, so daß jederseits der Kriechleiste ein fast ebenso breiter, schwärzlicher Streif zustande kommt.

Ein zweites in der genannten Sammlung vorhandenes Exemplar ist 120 mm lang bei einer Maximalbreite des Körpers von 5 mm. Die Mundöffnung liegt 50 mm und die Geschlechtsöffnung 83 mm hinter dem Vorderende. Der Körper ist heller als beim ersten Exemplar, von gelblicher Farbe; zu beiden Seiten der Kriechleiste sind ebenfalls die charakteristischen schwärzlichen Längsstreifen vorhanden. Von den beiden der typischen Form des *Bip. semperi* zukommenden dunklen Dorsallinien waren nur bei entsprechender Aufhellung Spuren zu erkennen.

Augenstellung. — Die schmale Kopfrandzone verbreitet sich über die Öhrchen, indem sie zugleich lockerer wird, und greift auf die Halsregion über, wo sie zwei kleine, aus wenigen Augen bestehende, seitliche Halsflecken bildet. Beim zweiten, heller gefärbten Exemplar konnte man sehen, daß die beiden schmalen Halsflecken nach hinten allmählich lockerer werden, wobei einzelne Augen in den Seitenteilen des Körpers fast bis zum Schwanzende zu verfolgen waren.

Copulationsapparat. — Wie bei der vorigen Species, ist zwischen Pharynx und Copulationsapparat ein großer Darmabschnitt

[1] Dieses Exemplar gehört somit der in der Graffschen Monogr. Turbell., II, S. 475 erwähnten Varietät des *Bip. semperi* an.



eingeschaltet. Im Bau der Copulationsorgane herrscht ebenfalls eine weitgehende Übereinstimmung mit der vorigen Art, was auch aus dem Vergleich der Fig. 4 u. 5 auf Taf. XX sofort hervorgehen dürfte. Ich kann mich daher darauf beschränken, auf die geringen Unterschiede, die im Bau der Begattungsorgane von *Bip. semperi* und *adensameri* bestehen, hinzuweisen.

Um den Ductus ejaculatorius sind nicht alle jene verschiedenen Hüllen (Ringmuscularis, Bindegewebshülle, äußere Ringmuskelschicht) zu erkennen, wie sie uns bei *Bip. adensameri* entgegentreten; der Ausspritzungskanal ist vielmehr in einer die Form des Penis nachahmenden Ringmuskelhülle (*mrm*) eingeschlossen. Ferner sind auch in der Verteilung und Anordnung der Faserbündel im Bulbus penis gewisse Unterschiede vorhanden, die sich aber schwer definieren lassen. Das Epithel der Oviducte ist in dem vor der Geschlechtsöffnung gelegenen Abschnitt nicht überall gleichartig: dorsal ist es niedrig und infolge der Tingierung durchweg rötlich gefärbt, ventral hingegen fast doppelt so hoch und nach außen fast farblos, so daß die basal gelegenen Kerne auf hellem Grunde scharf abstechen. Daß die Epithelzellen des Drüsenganges viel höher sind als bei der vorigen Species und in das Lumen des Drüsenganges keulenförmig vortreten, hängt wohl damit zusammen, daß beim vorliegenden Exemplar das Drüsensecret reichlicher vorhanden ist und die Epithelzellen vorwölbt; auch sind im Zusammenhange damit die den weiblichen Bulbus durchziehenden Secretstränge teilweise bedeutend breiter.

Verschiedenheiten, die die Form des Atrium commune und den Verlauf des männlichen Copulationskanals betreffen, sind aus dem Vergleich der Fig. 4 u. 5 auf Taf. XX zu erkennen, doch ist es sehr wahrscheinlich, daß sie bloß durch verschiedene Contractionszustände hervorgerufen wurden.

Bipalium negritorum Graff.

(Monogr. Turbell., II, S. 433.)

Das der nachstehenden Schilderung zugrunde gelegte etwa 78 mm lange Exemplar ist das größte, welches Graff in der Originalbeschreibung erwähnt[1].

[1] In der Grazer Sammlung befindet sich noch ein viel kleineres (29 mm langes) Exemplar, welches äußerlich mit dem großen genau übereinstimmt. Trotz der relativen Kleinheit dieses Individuums war die Geschlechtsöffnung deutlich zu erkennen, und bei entsprechender Aufhellung konnte man auch den Copulationsapparat durchschimmern sehen.



Charakteristisch für diese Species ist der Farbenkontrast der weißlichgelben, sehr breiten Kriechleiste mit der übrigen gleichmäßig braun pigmentierten Körperfläche. Die Kriechleiste nimmt fast ein Drittel der Körperbreite ein.

Augenstellung. — Eine nach innen ziemlich scharf abgesetzte Randzone umgibt die Kopfplatte; die Augen stehen darin sehr dicht, namentlich gegen die Sinneskante, so daß sie hier kaum auseinanderzuhalten sind. Ferner sind zwei ventrale Halsflecken vorhanden, die unmittelbar hinter den Öhrchen beginnend, ungefähr das äußerste Fünftel der Ventralseite einnehmen und deren Augen nirgends so dicht stehen, daß die betreffenden Stellen wie bei vielen andern Arten dunkel erscheinen würden. Diese ventralen Halsflecken biegen mit einzelnen Augen auf die Dorsalseite der Halsregion über, um von hier aus je einen dorsolateralen Augenhaufen zu bilden, welcher der Hauptsache nach an der Umbiegungsstelle der Öhrchen in die Halsregion gelegen ist und sich in die Öhrchen hineinstreckt. Auch hier stehen die Augen wie in den ventralen Halsflecken ziemlich spärlich. Von den letzteren aus konnte ich bei dem kleinen, in der Fußnote erwähnten Exemplar einzelne Augen in den Seitenteilen des Körpers weit nach hinten verfolgen.

Pharyngealapparat. — Auffallend ist die relative Länge desselben: sie beträgt etwa ein Viertel der Gesamtlänge des Körpers[1]. Die Pharyngealfalte muß ihrer dorsalen Insertion nach als »kragenförmig« bezeichnet werden.

Copulationsapparat. — Unmittelbar hinter der Pharyngealtasche befindet sich der Copulationsapparat (Taf. XX, Fig. 3)[2], der in mancher Beziehung eine gewisse Ähnlichkeit mit jenem von *Bip. adensameri* und *semperi* aufweist. Wie bei diesen ist auch hier der Ductus ejaculatorius (*de*) einfach, röhrenförmig und auf den Penis im engeren Sinne beschränkt; die Vasa deferentia bilden ebenfalls einen kurzen Ductus seminalis (*ds*) und um den von einer Ringmuscularis umgebenen Drüsengang bildet die Muskulatur des weiblichen Copulationsapparates (*wm*) eine Art Bulbus, der allerdings erheblich lockerer und feinfaseriger als bei den genannten Arten ist.

[1] Über die relative Länge des Pharyngealapparates bei einigen andern Bipaliiden vgl. diese Zeitschr., Bd. LXXIII, S. 108.

[2] Siehe die nachträgliche Berichtigung auf S. 445.



Zum Unterschiede von *Bip. adensameri* und *semperi* ist bei der vorliegenden Species um den männlichen Copulationskanal (*cc*) eine zwar feinfaserige aber erheblich breitere Ringmuscularis (*ccm*) vorhanden, während die Längsfasern hier zurücktreten. Das Atrium masculinum im engeren Sinne (*am*) hingegen ist von einer schwachen Ring- und Längsmuscularis umgeben. Der Bulbus penis hat eine etwas birnförmige Gestalt; seine Muskelmasse (*bm*) besteht größtenteils aus Längsfaserbündeln, zwischen denen quer und schief gerichtete Faserbündel verlaufen. Der Ductus ejaculatorius wird von einer außerordentlich feinfaserigen, ziemlich ansehnlichen Ringmuskelhülle (*mrm*) umgeben; außerdem scheint aber auch eine unmittelbar dem Ductusepithel anliegende, zarte Ringmuscularis vorhanden zu sein.

Der männliche Copulationskanal und der Drüsengang münden nebeneinander durch getrennte Öffnungen in das Atrium commune (*ac*) ein. Die Oviducte biegen wie gewöhnlich in ihrem Endteil zum Drüsengang herab und treten an demselben Punkte in diesen ein. Ihr Epithel ist in dem vor der Geschlechtsöffnung gelegenen Abschnitt ventral höher als dorsal.

Bipalium gestroi Graff.

(Ann. Mus. civ. di Genova, Vol. XIV, 1894, S. 424.)

Das mir vorliegende Exemplar aus der Grazer Sammlung ist sehr schlecht konserviert, stark eingerollt und läßt nichts von den drei Fleckenpaaren erkennen, welche das in der Graffschen Monogr. d. Turbell. II, S. 455 beschriebene und auf Taf. XIII, Fig. 27 abgebildete Exemplar besaß. Charakteristisch ist der einfarbige, nur spärlich pigmentierte Kopf, die ebenso wie die Dorsalseite dunkel gefärbte Bauchseite und die durch ihre helle Farbe scharf hervortretende Kriechleiste.

Die Körperlänge des von mir untersuchten Individuums läßt sich nicht genau angeben, da es stark zusammengerollt ist; sie dürfte beiläufig 13 mm betragen. Der Körper ist ziemlich parallelseitig, 2,9 mm breit; die Verjüngung gegen das Schwanzende beginnt im hinteren Drittel. Die Entfernung der Mundöffnung vom Vorderende beträgt 7 mm, die der Geschlechtsöffnung von der Mundöffnung 2 mm. Die Kriechleiste ist in der Mitte $^1/_4$, in der Halsregion $^1/_3$ so breit als der Körper. Die Sinneskante tritt als eine weißliche Randlinie auf der Unterseite des Kopfes sehr scharf hervor.

Auf der Kopfplatte war bei Aufhellung in Zedernholzöl nur eine Randzone von Augen zu sehen, wie Graff angibt.

Copulationsapparat. — Auffallend ist hier die Form des Drüsenganges, der in eine obere, abgeplattete Tasche, den Drüsengang im engeren Sinne (Taf. XX, Fig. 6 *drg*) und eine schlauchförmige Vagina (*vg*) zerfällt. Allerdings scheint hier die schärfere Abgrenzung dieser beiden Teile durch die starke Einrollung des Tieres und den dadurch verursachten dorsalen Druck begünstigt worden zu sein. Doch dürfte auch sonst die Abgrenzung möglich sein, da der Drüsengang im engeren Sinne über dem eigentlichen Muskelgeflecht des weiblichen Copulationsapparates liegt; nur die gemeinsame Faserschicht des Copulationsapparates umfaßt auch diesen Abschnitt.

Die Oviducte (*od*) münden von der Seite und unten her in den hinteren Abschnitt des Drüsenganges. Ihr Epithel ist dorsal und ventral von gleicher Höhe.

Der Ductus ejaculatorius scheint eine sehr komplizierte Faltung seiner Wandung aufzuweisen. Soweit ich am vorliegenden, schlecht konservierten Exemplar, dessen Penis noch dazu schief liegt, erkennen konnte, dürfte der Ductus ejaculatorius in einen centralen (*de'*) und einen peripheren Raum (*de''*) zerfallen. Letzterer scheint durch Septen in einzelne Taschen gesondert zu sein. Sämtliche Räume des Ductus ejaculatorius sind noch außerdem gefaltet[1] und von einem durch das reichlich austretende Drüsensecret fast gänzlich zerstörten Epithel ausgekleidet.

Die Muskulatur des verhältnismäßig kleinen Bulbus penis (*bm*) besteht aus Längsfaserbündeln mit dazwischen gelegenen, schief oder quer verlaufenden Fasern.

Die Vasa deferentia (*vd*) münden sehr nahe aneinander in den Ductus ejaculatorius. Unmittelbar davor erweitern sie sich (jedes für sich) zu einer Vesicula seminalis.

---

[1] In der halbschematischen Fig. 6 auf Taf. XX nicht dargestellt.

Bestimmungstabelle der seit Erscheinen der Graffschen Monographie der Turbellarien neu beschriebenen Bipaliiden[1].

(Durch ein * wurden jene Arten gekennzeichnet, deren Copulationsorgane bisher beschrieben wurden.)

1. Dorsalseite gelblich, nur an den Rändern schwarz; in der hinteren Körperhälfte eine hell rostrote, in der Mitte unterbrochene Querbinde. — Fundort: Perak, Gunong Inas (Malay Peninsula). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXIII, S. 81, Taf. IV, Fig. 4 u. 4*a*.)
Bip. phebe (?) var. **transversefasciatum** Jos. Müll.

— Dorsalseite anders gefärbt 2

2. Kopfplatte einfarbig[2] oder höchstens mit unregelmäßiger Sprenkelung 3

— Kopfplatte mit regelmäßiger Zeichnung 7

3. Dorsalseite schwarz, mit zwei gelblichen Submarginalstreifen und einer gelblichen Querbinde nicht weit hinter der Kopfplatte. — Fundort: Bantimurong (Celebes). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXXVI, S. 418, Taf. XIX, Fig. 1—3.) **Bip. sarasini** Jos. Müll.

— Dorsalseite ohne gelbliche Submarginalstreifen und ohne Querbinde hinter der Kopfplatte 4

4. Dorsalseite mit einem hellen Medianstreifen und zwei schmalen, schwarz eingesäumten hellen Querbinden; hinter diesen je ein Querfleckenpaar. — Fundort: Buitenzorg (Java). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXIII, 1902, S. 233, Taf. IV, Fig. 6, 6*a* u. 6*b*.)
***Bip. penzigi** Jos. Müll.

— Dorsalseite ohne Querbinden oder Fleckenpaare, höchstens mit zahlreichen, dichtgedrängten Querstrichelchen (*Bip. brauni* Mell). 5

[1] Zu den in den letzten Jahren beschriebenen Arten gehört auch *Bipalium jalorense* Laidlaw, von dem leider keine Abbildung publiziert wurde. Nach der Originalbeschreibung soll es etwa folgende Merkmale aufweisen. Die Oberseite des Körpers in den seitlichen Partien lebhaft gelb, in der Mitte mit einem breiten dunklen Band, das an den Rändern fast schwarz ist, und gegen die Mittellinie allmählich heller wird. Die seitlichen Teile der Ventralfläche ebenfalls gelb, weiter nach innen je eine schwarze Längsbinde, die gegen die weiße Kriechleiste in ein Weißlichgelb übergeht. Die Kopfplatte am Rande weißlich gelb, mit kleinen Augen dicht besetzt; weiter nach innen eine wohlbegrenzte, schwarze, halbmondförmige Linie, welche hinter den Öhrchen auf die Ventralseite übergreift. Auf die schwarze Linie folgt ein halbkreisförmiger gelber Fleck. — Fundort: Bukit Besar, Jalor — (Fasciculi Malayenses, I, 1903, S. 115—116).

[2] Vgl. auch *Bip. kraepelini* Ritter-Záhony, dessen Zweifarbigkeit der Kopfplatte erst bei genauer Untersuchung wahrzunehmen ist.

5. Oberseite schwarz. — Fundort: Tjombea (Java). — (Mitteil. nat. Mus. in Hamburg, XXII, 1905, S. 165, Taf. I, Fig. 1a—1c; als *Placocephalus* beschrieben.) ***Bip. nigrum*** Ritter-Záhony.

— Oberseite heller oder dunkler braun 6

6. Oberseite dunkel umbrabraun, am Vorderende mit Spuren eines Längsstreifens. Kopfplatte unten dunkelbraun, hingegen die übrige Ventralfläche heller. — Fundort: Tjibodas (Java). — Mitteil. nat. Mus. in Hamburg, XXII, 1905, S. 177, Taf. I, Fig. 6. ***Bip. weismanni*** Ritter-Záhony.

— Oberseite schwarzbraun, gegen die Seitenteile hin mit zahlreichen, quergestreckten, hellen Strichelchen, in der Medianlinie mit einem feinen hellen Streifen. — Fundort: Fort Dauphin (Madagaskar). — (Abhandl. d. SENCKENB. naturf. Ges., Bd. XXVII, 1903, S. 219, Taf. XXX, Fig. 7—8.) ***Bip. brauni*** Mell.

— Oberseite dunkel rotbraun bis schwarz, gegen die Seitenränder hellbraun gefärbt, mit einer deutlichen submarginalen Reihe von dunkelbraunen Flecken. Kopfplatte unten rötlich gelb, an der Basis zu beiden Seiten der Kriechleiste mit je einem hellen runden Fleck. — Fundort: Ankotojotsy, Vallée du St. Aug. (Madagaskar). — (Abhandl. d. SENCKENB. naturf. Ges., Bd. XXVII, 1903, S. 221, Taf. XXX, Fig. 11—12.) ***Bip. marenzelleri*** Mell.

7. Rückenfläche mit fünf ununterbrochenen hellen Querbinden. — Fundort: eine der Natuna-Inseln. — (Diese Zeitschr., Bd. LXXXVI, 1907, S. 427; in der v. GRAFFschen Monogr. der Turbell. II, S. 457 als Farbenvarietät des *Bip. simrothi* beschrieben und in Fig. 31 auf Taf. IX abgebildet.) ***Bip. distinguendum*** Jos. Müll.

— Rückenfläche ohne vollständige Querbinden, höchstens Fleckenpaaren 8

8. Kopfplatte dunkel gefärbt mit zwei hellen, rundlichen Brillenflecken an der Basis der Öhrchen 9

— Kopfplatte auf hellem Grunde mit dunkler Zeichnung 10

9. Die beiden Brillenflecke durch eine helle Querbinde miteinander vereinigt, von der nach hinten über die ganze Dorsalseite des Tieres ein heller Medianstreif ausgeht. — Fundort: Ankotojotsy, Vallée du St. Aug. (Madagaskar). — (Abhandl. SENCKENB. naturf. Ges., Bd. XXVII, 1903, S. 218, Taf. XXX, Fig. 3—6.) ***Bip. tau*** Mell.

— Die beiden Brillenflecke nicht verbunden; Dorsalseite dunkel schwarzbraun, mit einem schmalen, schwarzen Medianstreifen. — Fundort: Ankotojotsy, Vallée du St. Aug. (Madagaskar). — (Abhandl. SENCKENB. naturf. Ges., Bd. XXVII, 1903, S. 222, Taf. XXX, Fig. 9—10.) ***Bip. grandidieri*** Mell.

10. Kopfplatte mit einem breiten hellen Randsaum, der eine große, quer halbmondförmige, dunkle Makel umgibt. Die Dorsalseite mit zwei breiten, dunkelbraunen Marginalstreifen, dazwischen hellbraun gefärbt mit einem doppelten, eine helle Linie einschließenden Medianstreifen. Die helle Mittellinie setzt sich auf die Kopfplatte fort und halbiert fast vollständig den erwähnten großen Querfleck. — Fundort: Peradenyia (Ceylon). — (Mitteil. aus d. nat. Mus. in Hamburg, XXII, 1905, S. 181, Taf. I, Fig. 3*a*—3*c*.) ***Bip. depressum*** Ritter-Záhony.

— Kopfplatte ohne quere, halbmondförmige Makel 11

11. Kopfplatte mit einem medianen »Keilfleck« und je einem Seitenfleck; letzterer an der Spitze der Öhrchen gelegen oder von da aus fast über die ganze Oberseite der Öhrchen ausgedehnt und bis zum Stirnrand reichend 12

— Kopfplatte mit dunkler »Stirnbinde«, einem medianen »Keilfleck« und an der Basis der Öhrchen, den Innenrand derselben berührend, je einem Seitenfleck, der von der Stirnbinde durch die helle Grundfarbe getrennt wird 13

12. Dorsalseite schwarzbraun mit einem doppelten schwarzen Medianstreifen, der sich auf der Kopfplatte zu einem großen, dreieckigen, ungeteilten Keilfleck erweitert; mit diesem steht vorn am Stirnrande je ein über die ganzen Öhrchen ausgedehnter schwarzer Seitenfleck in Verbindung. — Fundort: Tjompea (Java). — (Mitteil. aus d. nat. Mus. in Hamburg, XXII, 1905, S. 172, Taf. I, Fig. 2*a*—2*c*. Als *Placocephalus* beschrieben.) ****Bip. kraepelini*** Ritter-Záhony.

— Dorsalseite dunkelbraun mit einem gelblichen Mittelstreif. Kopfplatte an der Basis gelblich, gegen den Rand zu bräunlich, mit einem kleinen länglichen, dunkelbraunen Keilfleck und ebenso gefärbter Öhrchenspitze. — Fundort: Tjibodas (Java). — (Mitteil. aus d. nat. Mus. in Hamburg, Bd. XXII, 1905, S. 170, Taf. I, Fig. 4*a*—4*d*. Als *Placocephalus* beschrieben.) ***Bip. pictum*** Ritter-Záhony.

13. Der rundliche oder längliche mediane »Keilfleck« der Kopfplatte ist hinten isoliert 14

— Der mehr oder minder ausgesprochen dreieckige Keilfleck steht hinten mit der dunkel pigmentierten Körperfläche in Verbindung 15

14. Dorsalseite grau gefärbt, in der vorderen Körperhälfte mit fünf weißen, schwarz umsäumten Makelpaaren, in der hinteren Hälfte mit zwei ebenfalls schwarz umsäumten, weißen Längsbinden. Keilfleck länglich. — Fundort: Kwala Aring, Kelantan (Malay Peninsula). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXIII, 1902, S. 85, Taf. IV, Fig. 5 u. 5*a*.) ***Bip. megacephalum*** Jos. Müll.

— Dorsalseite schwarz, gelbgrau gesprenkelt, bei mangelnder Epitheldecke mit sechs gelblichen Fleckenpaaren. Keilfleck rundlich. — Fundort: Mte. Ranai auf Groß-Natuna. — (Zool. Anz. Bd. XXIX, 1906, S. 668.) ***Bip. natunense*** Meixner.

15. Dorsalseite ohne helle Medianbinde, braun, mit drei Gruppen von hellen Seitenflecken in der vorderen Körperhälfte. — Fundort: Baram-Distrikt (Borneo). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXIII, 1902, S. 78, Taf. IV, Fig. 2—2*b*.) ****Bip. graffi*** Jos. Müll.

— Dorsalseite mit heller Medianbinde 16

16. Auf der bräunlich-olivengrünen Oberseite befinden sich sechs Paare scharf hervortretender, weiß gefärbter und dunkel umsäumter Seitenflecken. Der helle Medianstreif endet an der Kopfbasis. Die schwarzen Flecken an der Basis der Öhrchen mäßig groß. — Fundort: Mount Matang, Sarawak (Borneo). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXIII, 1902, S. 79, Taf. IV, Fig. 3—3*b*.) ****Bip. böhmigi*** Jos. Müll.

— Dorsalseite schwärzlich-nußbraun, im vorderen Drittel mit zwei helleren, queren Seitenflecken, die sich aber ebenso wie zwei größere, hellere Partien zu Beginn des hinteren Körperdrittels wenig deutlich abheben. Der helle Medianstreif setzt sich in den Keilfleck fort. Die dunklen Makeln an der Basis der Öhrchen sehr groß, nur durch einen schmalen gelben Saum von der Stirnbinde getrennt. — Fundort: Si Rambé (Sumatra). — (Diese Zeitschr., Bd. LXXIII, 1902, S. 76, Fig. 1—1*b*.) ****Bip. virile*** Jos. Müll.

Triest, im August 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ac, Atrium commune;
acf, in das Atrium commune vorspringende Falte;
am, Atrium masculinum;
amm, Muscularis desselben;
bg, Bindegewebsschicht;
bgk, Bindegewebskerne;
blm, Längsfasern des Bulbus penis;
bm, Muskelmasse des Bulbus penis;
bqm, Muskelquerschnitte im Bulbus penis;
cc, männlicher Copulationskanal;
ccm, dessen Ringmuscularis;
ccm', äußere Ringmuskelhülle desselben;
de, Ductus ejaculatorius;
dem, Muscularis desselben;
dr, Drüsentaschen (ebenso *dr'* u. *dr''*);
drg, Drüsengang;
drm, Muscularis desselben;
drm', äußere Muskelhülle des Drüsenganges;
ds, Ductus seminalis;
ep, Epithel (ebenso *ep'* und *ep''*);
g, Geschlechtsöffnung;
gm, gemeinsame Muskelfasern des Copulationsapparates;
mdr, muskulöses Drüsenorgan;
mrm, Ringmuskelschicht des männlichen Copulationsapparates;
od, Oviduct;
ph, Pharynx;
pht, Pharyngealtasche;
rf, Ringfaserschicht;
s, Drüsensecret;
sg, Drüsenausführgänge;
sph, Sphinctermuskel;
vd, Vas deferens;
vg, Vagina;
vs, Vesicula seminalis;
wm, Muskelgeflecht des weiblichen Copulationsapparates bzw. des gemeinsamen Genitalwulstes;
wlm, Längsfasern d. weiblichen Copulationsapparates;
wrdm, Radialfasern desselben;
x, gefalteter Drüsenraum (Uterus?) des weiblichen Copulationsapparates von *Bip. simrothi*.

Die halbschematischen Abbildungen der Copulationsorgane stellen ideale Medianschnitte dar, wie sie sich durch Kombination aus Sagittalschnittserien ergeben. In allen diesen Abbildungen ist in bezug auf das Tier links = vorn, rechts = hinten, oben = dorsal, unten = ventral.

Von den außerhalb der Medianebene verlaufenden Samen- und Eileitern wurde höchstens der einer Körperhälfte zugehörige Endabschnitt eingezeichnet.

Tafel XIX.

Fig. 1—3. *Bipalium sarasini* nov. spec. Fig. 1, das Tier von der Dorsalseite; Fig. 2, von der Ventralseite; Fig. 3, Körperquerschnitt. Vergr. etwa $2^1/_3$.

Fig. 4—6. *Bipalium wiesneri* Graff.

Fig. 4. Copulationsapparat, halbschematisch, etwa 50fach vergrößert. Bei * ist die Vereinigungsstelle der Vasa deferentia, bei ** jene der Oviducte.

Fig. 5. Medianschnitt durch den Copulationsapparat, genauer dargestellt. Reichert, Obj. III, Oc. 4.

Fig. 6. Ein Teil der Wandung aus dem hinteren Abschnitt des männlichen Copulationsapparates. Reichert, Obj. VII a, Oc. 2.

Fig. 7. *Bipalium interruptum* Graff. Copulationsapparat, halbschematisch, etwa 100fach vergrößert. *dr'* obere, *dr''* untere Drüsentasche des Ductus ejaculatorius.

Fig. 8. *Bipalium distinguendum* nov. spec. Copulationsapparat, halbschematisch, etwa 70fach vergrößert. Bei * vereinigen sich die Vasa deferentia, bei ** die Oviducte.

Fig. 9. *Bipalium adensameri* Graff. Ein Teil der Muskulatur aus dem weiblichen Bulbus. REICHERT, Obj. IX*, Oc. 2. Rot gezeichnet sind die feinen, schräg durch die Muskulatur hindurchziehenden Secretzüge.

Fig. 10. *Bipalium simrothi* Graff. Secretzüge (rot) und Muskulatur an der Basis des Penis. REICHERT, Obj. VII, Oc. 2. Die in der Figur über dem Atrium masculinum (*am*) gelegenen Gewebe gehören dem Penis im engeren Sinne an. Das untere Ende der Secretzüge liegt bereits im Körpermesenchym.

Tafel XX.

Fig. 1. *Bipalium strubelli* Graff. Copulationsapparat, etwa 33fach vergrößert. Der männliche Copulationskanal (*cc*) und der Drüsengang (*drg*) münden nicht, wie es hier der Einfachheit halber dargestellt wurde, hintereinander, sondern fast genau nebeneinander aus.

Fig. 2. *Bipalium rigaudi* Graff. Copulationsapparat, halbschematisch, etwa 35fach vergrößert. Bei * vereinigen sich die Vasa deferentia.

Fig. 3. *Bipalium negritorum* Graff. Copulationsapparat, halbschematisch, etwa 30fach vergrößert. In ihrem Endabschnitt verlaufen der männliche Copulationskanal (*cc*) und der Drüsengang (*drg*) nicht hintereinander, wie in der Figur dargestellt ist, sondern nebeneinander.

Fig. 4. *Bipalium adensameri* Graff. Copulationsapparat, halbschematisch fast 30fach vergrößert.

Fig. 5. *Bipalium semperi* (Graff). Copulationsapparat, halbschematisch, fast 30fach vergrößert.

Fig. 6. *Bipalium gestroi* Graff. Copulationsapparat, halbschematisch, etwa 28fach vergößert.

Fig. 7. *Bipalium simrothi* Loman. Copulationsapparat, halbschematisch, etwas über 40fach vergrößert.

Nachträgliche Berichtigung.

Bei der Korrektur der Taf. XX sind leider zwei Fehler übersehen worden, die hiermit richtiggestellt werden:

1) Über der Abbildung links unten soll Fig. 8 statt Fig. 2 stehen.

2) In Fig. 7, unten, ist nach der ersten »*ccm*« lautenden (links von *cc* befindlichen) Abkürzung ein Kommazeichen beizufügen.

Phyllopodenstudien

von

Dr. Nicolaus v. Zograf,
ord. Professor der Zoologie an der Kaiserlichen Universität zu Moskau.

Mit Tafel XXI—XXIV und zwei Figuren im Text.

Seit einigen Jahren opferte ich meine Aufmerksamkeit den Phyllopoden, welche mich besonders wegen ihrer Anpassung an das ganz eigentümliche, mit dem frühen Aufschmelzen der Frühlingsgewässer, mit dem Ertragen der Hitze im Sommer und der stärksten Fröste im Winter verknüpfte Leben interessierten.

Ich glaubte erkennen zu können die Art und Weise, in welcher sich die Eihüllen, die den Embryo schützen, bilden, die Ursachen, warum die »Nauplius«, welche bei vielen andern Crustaceen eine ziemlich lange Zeit zur Ausbildung brauchen, bei den Phyllopoden so schnell aus dem Ei ausschlüpfen, die Rolle, welche in dem Eiaufbau die Nährzellen spielen. Das waren die Hauptprobleme meiner Studien.

Aber im Laufe der Untersuchung berührte ich noch einige nicht uninteressante Fragen, so z. B. den Hermaphroditismus der Männchen der Apodidae, einige neue Facta im Baue des Eierstockes und noch andre Seiten der Organisation dieser interessanten Crustaceen.

Das ist die Ursache, warum ich meinen Untersuchungen, welche ich »Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Eier und der Eihüllen bei den Phyllopoden« nennen wollte, einen weiteren Titel gegeben habe, um so mehr, als ich die Untersuchung der Phyllopoden mit dieser Schrift nicht abschließen will, sondern ihr noch mehr Zeit zu widmen gedenke.

Als Untersuchungsmaterial brauchte ich folgende Tiere:

1) *Apus cancriformis* Schäf. Sie stammten aus der Umgebung von Serpuchow, einer großen Fabrikstadt, ungefähr 100 Kilometer

südlich von Moskau liegend, wo diese Crustaceen an den Ufern des großen Stromes Oka während einer Exkursion des Studentenvereins zur Erforschung der Natur Rußlands an der Moskauer Universität gesammelt waren. Auch lieferte mir einige Exemplare Herr N. W. WORONKOW, Laborant an der hydrobiologischen Station zu Glubokoje Osero (Tiefe See) im Moskauer Gouvernement. Herr WORONKOW sammelte die *Apus* in den Pfützen bei Borschom (Borjom), einem bekannten Kurorte in Transkaukasien. Die *Apus* waren alle mit Weingeist fixiert.

2) *Lepidurus productus* Bosc. Diese Tiere, auch in Weingeist fixiert, stammten aus der Umgebung von Rasdelnaja, einer Eisenbahnstation in der Nähe von der großen südrussischen Stadt Woronesch (Woronej), wo sie vom Herrn Professor G. A. KOSCHEWNIKOW (KOJEWNIKOW) gesammelt waren. Außerdem bekam ich im April dieses Jahres durch die Liebenswürdigkeit eines meiner Zuhörer, Herrn Studenten BOGDAN LIPINSKY, drei Exemplare dieses Krustentieres. Diese Crustaceen wurden mir lebendig geliefert und ich fixierte sie mit den Flüssigkeiten von ZENKER, FLEMMING (starkes Gemisch) und TELLYESNITZSKY. Eins von den drei Exemplaren erwies sich als ein Männchen und lieferte mir viel Interessantes. Sie stammten aus Nemtschinowka, einer Station der Bahn Moskau-Brest.

3) *Chirocephalus Josephinae* Gr. Diese Branchipoden stammten aus der unmittelbaren Umgegend von Moskau, wo sie meistenteils in den Teichen und Pfützen mit jurassischem Lehmgrunde wohnen. Der größte Teil des Materials war mir von meinem Schüler und Freunde Herrn WLADIMIR LEPESCHKIN geliefert. Er sammelte es in den Teichen der Worobjewy Gory (Sperlingsgebirge), einem Dorfe in der nächsten Umgebung von Moskau, und fixierte es mit allen ihm zugänglichen Mitteln. Das beste Resultat gab das Fixieren in den FLEMMINGschen und HERMANNschen Gemischen, sowie die Sublimatbehandlung und die Behandlung mit einem sehr komplizierten, von Herrn LEPESCHKIN zusammengesetzten Gemisch aus Platinchlorid, Überosmiumsäure, Essigsäure und Pikrinsäure. Außer diesem Material, welches im Jahre 1904 gesammelt war, brauchte ich noch von mir persönlich im Jahre 1905 gesammeltes und von Herrn Studenten B. LIPINSKY im Frühjahr von 1906 geliefertes Material, welches ich mit den Sublimatlösungen von GILSON, APÁTHY und ZENKER, sowie mit den Gemischen von FLEMMING, HERMANN und TELLYESNITZSKY fixierte.

4) *Chirocephalus carnuntanus* Br. Diese ungarische Art war

während einer Exkursion des Studentenvereins in den Pfützen an den Oka-Ufern, ungefähr 12 km östlich von Serpuchow gefangen und in Spiritus konserviert.

5) *Chirocephalus diaphanus* Prevost. Die Exemplare dieser weitverbreiteten, aber aus der Umgegend von Moskau noch nicht beschriebenen Art waren mir von Herren Studenten Natzewitsch und Kastratowitsch, meinen Zuhörern, geliefert. Sie sammelten diese Crustaceen in einem Teiche des Bergmassives Komsim Montenegro, auf einer Höhe von ungefähr 1800 m über dem Meere. Die Tiere waren in Weingeist konserviert.

6) *Branchipodopsis affinis* Sars. Die Exemplare, in Spiritus konserviert, stammten aus der Umgebung von La-May-Tei-Tsy, einem Dorfe, ungefähr 20 km westlich von der mandschurischen Stadt Fyn-Chua liegend. Sie waren mir von Herrn Andreas Martynow, meinem Schüler und Freunde, welcher den letzten russisch-japanischen Krieg als Reserveoffizier durchmachen mußte, aus der westlichen Mandschurei geliefert.

7) *Streptocephalus auritus* Sars. Diese Krustentiere stammten aus den Frühjahrsgewässern aus der Umgebung der großen Stadt im russischen Südosten Saratow, an den Ufern des größten Stromes des europäischen Rußland, der Wolga. Das Material wurde mir von meinem Zuhörer, Herrn Student Boldyrew geliefert. Später sammelte mir noch viele Exemplare dieses höchst interessanten Krustentieres die Saratowsche Naturforscher-Gesellschaft. Die Tiere waren in den Flüssigkeiten von Flemming, Gilson, Zenker, Hermann und Tellyesnitzsky fixiert. Die Gemische von Zenker und Gilson hatten die besten Erfolge.

8) *Artemia salina* Leach. Alle Exemplare waren in den Aquarien des zoologischen Museums der Moskauer Universität gezüchtet. Sie entwickelten sich aus den Eiern, welche mir Herr Professor G. Koschewnikow und mein Schüler und Freund Herr Sergius Zernow, der Hauptlaborant der biologischen Station zu Sewastopol, lieferten. Die von Herrn Professor Koschewnikow gelieferten Eier stammten aus dem Kujalnitzkyschen Liman bei Odessa, die von Herrn Zernow aus den Salzseen am Meeresufer in der Umgegend von Sewastopol. Die Eier waren in 8%igen Lösungen des gebräuchlichen Kochsalzes, des Meersalzes und des Salzes aus den Odessaschen Limanen gezüchtet. Alle Lösungen gaben gute Resultate, aber nur in den Lösungen des Salzes der Odessaschen Limane gelang es mir, die Tiere bis zur Geschlechtsreife zu züchten.

9) *Leptestheria siliqua* Sars (*dahalacensis* Rüpp.). Die Tiere waren von Herrn N. W. Woronkow in den Umgebungen von Borchom in Transkaukasien gefangen und in Weingeist konserviert.

10) *Estheria tetracera* Kryn. Diese Krustentiere waren von Herrn A. Martynow, wie die *Branchidopsis affinis* in der Umgebung von La-May-Tei-Tsy in der Mandschurei gesammelt und in Spiritus konserviert.

11) *Limnetis brachyurus* Gr. Die Exemplare waren meistenteils in meinem Landgute Mytniki unweit von Rusa, einer Distriktstadt des Moskauer Gouvernements, gesammelt. Im Frühjahr findet man hier diese Crustaceen massenhaft in den Teichen und Pfützen, wo sie bis zum Austrocknen der letzten wohnen. Ich fixierte die Tierchen mit allen mir zugänglichen Mitteln, finde aber, daß mir die Flemmingsche Flüssigkeit und verschiedene Sublimatgemische die besten Dienste lieferten. Im Frühjahr von 1906 lieferte mir einer meiner Zuhörer, Herr Student Alexander Nowikow, sehr gut konserviertes mit Sublimatlösung fixiertes Material, worin ich viele eigentümliche *Limnetis*-Nauplien, sowie verschiedene ältere Entwicklungsstadien gefunden habe. Die Tierchen stammten aus einer Pfütze unweit von Tschuchlinka, einer kleinen Bahnstation der Linie Moskau-Nishnij Nowgorod, ungefähr 5 km in südöstlicher Richtung von Moskau. Sie konnten aber wegen des zu frühen und zu heißen Sommers dieses Jahres nicht bis zur Geschlechtsreife gelangen, da die Pfütze schon Mitte Mai ganz ausgetrocknet war.

Es war der geehrte Christiania-Forscher, Herr Professor G. O. Sars, welcher die Güte hatte, das ihm geschickte Material zu bestimmen, und hier spreche ich ihm meinen besten Dank dafür aus. Auch der geehrten Gesellschaft der Naturforscher in Saratow, dem Studentenvereine zur Erforschung der Natur Rußlands, dem Herrn Professor G. A. Koschewnikow und den Herren Studenten Boldyrew, Kastratowitsch, Wladimir Lepeschkin, Lipinsky, Andreas Martynow, Natzewitsch, Alexander Nowikow, Nicolaus Woronkow und Sergius Zernow spreche ich hier meinen besten Dank aus.

Die Tiere wurden unter einem ziemlich starken Zeissschen stereoskopischen Präpariermikroskop anatomiert oder mittels des Mikrotoms von Zimmermann in möglichst vollständige Schnittserien zerlegt.

Für die anatomische Präparation der Spiritusobjekte waren diese zuerst in ein Gemisch von 50 % Glyzerinlösung und 70 % Spiritus in gleichen Mengen eingelegt, worin sie von 3 Tagen bis

zu einer Woche blieben. Später war das Glas, in dem die Objekte lagen, geöffnet, und der Lösung noch etwa 50% Wasser zugegossen. Das Objekt wurde dann weich genug, um es mit Erfolg anatomieren zu können.

Die kleineren Objekte wurden in Paraffin eingeschmolzen; was aber die größeren Objekte betraf, z. B. ganze Exemplare von *Apus*, *Lepidurus*, *Estheria*, *Leptestheria* oder die weichen im Spiritus lange liegenden Exemplare von *Branchipodopsis*, *Chirocephalus carnuntanus*, so wurden diese Objekte zuerst in ein Gemisch von Kollodium duplex und Nelkenöl (in gleichen Teilen), bei vorhergegangener Aufklärung in Nelkenöl, eingelegt, und da etwa 2 Tage gelassen. Nachdem wurde das Glas offen gehalten und das Papierkästchen, wohinein das dick werdende Gemisch eingegossen war, nachdem das Objekt in entsprechende Lage gebracht war, in Xylol eingelegt. Da blieb das Kästchen bis das gehärtete Kollodium ganz kristallklar geworden war, dann wurde es auch in Paraffin eingeschmolzen.

Die Schnitte waren mit Wasser aufgeklebt (molekuläre Aufklebung) und mit verschiedenen Farben gefärbt. Die besten Resultate gaben BOEHMERS Hämatoxylin, Hämalaun, HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINS Dreifarbenmischung. Auch die Färbungen mit Boraxkarmin, Pikrokarmin und Alaunkarmin gaben vortreffliche Resultate, doch taugten sie wenig zu Photographieaufnahmen. Die mit FLEMMINGS, HERMANNS oder andern Osmiumgemischen fixierten Objekte tingierten sich mit vollständigem Erfolge mit Safranin oder Dahlia, auch EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINsche Farbe lieferte hier vortreffliche Resultate.

Alle Präparate waren photographiert mit Hilfe eines einfachen vertikalen Apparates von LEITZ. Die meisten Photographien sind mit REICHERTschem Photographie-Stativ beim Anwenden des ZEISSschen Apochromat F. D. 4 mm, Ap. 0,95 und seines Kompensationsoculars 4 aufgenommen. Manchmal brauchte ich dasselbe Objektiv mit dem Kompensationsocular 6, oder kombinierte LEITZ' Objektiv Nr. 4 oder HARTNACKS Objektiv Nr. 2 mit dem Kompensationsocular 4. Diese Kombinationen gaben mir Vergrößerungen von etwa 30, 100, 260 und 350 mal.

Alle Photographien sind bei AUERS Gasglühlampe und ZETTNOWschem Filter aufgenommen.

1. Einige Bemerkungen über den Bau des Eierstockes der Phyllopoden.

Wie bekannt, kennen wir zwei Typen von Phyllopoden-Eierstöcken. Der eine Typus, für die Branchipoden charakteristisch, besteht aus einem cylindrischen, am hinteren Ende blind endenden Tubus, welcher am vorderen Ende in einen kurzen Oviduct einmündet.

Diese Röhren, welche man an unsern Präparaten mehrmals sieht (Taf. XXI, Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9 u. 13, Taf. XXII, Fig. 17 u. 18), verlieren bald ihre kreisrunden Konturen (Fig. 1, Taf. XXI) und werden zu platten, dicken Streifen, welche stellenweise durch vollständig entwickelte Eier stark aufgetrieben werden (Taf. XXI, Fig. 2, 9, 13, Taf. XXII, Fig. 17). Bei *Chirocephalus carnuntanus* Br. dehnen die Eier die Wände des Eierstockes derart aus, daß die letzteren in diesen Stellen ganz kugelig erscheinen, was man auch an Schnitten deutlich sieht (Fig. 68, Taf. XXIV). Viele frühere Verfasser haben es bemerkt und beschrieben. So bildet z. B. CLAUS (40) solche ausgedehnte Eierstöcke bei *Chirocephalus Braueri* und *Chirocephalus carnuntanus* ab, und man sieht an seinen Abbildungen die sich rosenkranzförmig folgenden Eier. Zwischen den großen, den Eierstock ausdehnenden Eiern, sowie an einer von ihren Seiten liegen zahlreiche Nährzellen. Bei den Formen, welche flache, platte Eierstöcke besitzen, z. B. bei *Chirocephalus Josephinae* Gr. sind diese Nährzellen viel zahlreicher, als bei denen, welche ausgebuchtete Eierstöcke haben. Man hat nur die Figuren Taf. XXI, Fig. 2, 3, 6, welche die Querschnitte von *Chirocephalus Josephinae* darstellen, mit den Figuren Taf. XXIV, Fig. 64 (*Streptocephalus auritus*) und Taf. XXIV, Fig. 68 (*Chirocephalus carnuntanus*) zu vergleichen, um das eben Gesagte zu verstehen.

Es ist ganz unmöglich zu sagen, wieviel Nährzellen einer Eizelle in diesen Eierstocksformen entsprechen; und es ist auch nicht möglich hier von einer Regelmäßigkeit zu sprechen. Bei einigen Formen, wie bei *Chirocephalus Josephinae* kann man direkt beobachten, daß das eine Ei mehr, das andre weniger Nährzellen verschlingt. Doch sind die Eierstockswandausbuchtungen manchmal so geometrisch regelmäßig, und ihre Zwischenräume so untereinander gleich, wie ich es besonders schön bei den russischen Formen von *Chirocephalus carnuntanus* gesehen habe, daß man hier die Vermutung aussprechen kann, daß in diesen Formen vielleicht eine gewisse Beziehung zwischen den Mengen der Eizellen und der Nährzellen existiert.

Der andre Typus des Eierstockes, welcher für die schalentragenden Phyllopoden charakteristisch erscheint, stellt eine Unmasse von verzweigten Kanälen vor, welche in sekundäre Kanäle einmünden und durch diese ihre Produkte in die Oviducte schicken.

Dieser Typus, welchen man sehr gut bei *Apus* beobachtet, ist mehrmals, seit dem 18. Jahrhundert beschrieben. Denselben Charakter hat auch der Hode dieser Tiere, was vor einem Halbjahrhundert Kozubowsky (9) gezeigt hat, wie auch bei den Branchipoden dieses Organ ganz dem Bau des Eierstockes entspricht.

In diesem Typus entsprechen jeder Eizelle gewisse Mengen von Nährzellen. Diese Zellen gruppieren sich mit der Eizelle zu einem Follikel, was schon von Kozubowsky (9) beschrieben war und später von vielen Verfassern, wie von v. Siebold (21), A. Weismann (27, 30), Bernard (58), A. Brauer (59), Nowikoff (88) bestätigt war. Es entsprechen nämlich jeder Eizelle drei Nährzellen, und da diese Zellen, was schon A. Brauer glänzend bestätigt hat, sich so scharf voneinander durch den Bau des Kernes unterscheiden, daß man sie bei *Apus* und den Branchipoden nie verwechseln kann, so kann man diese Beziehungen immer sehr gut beobachten (Taf. XXII, Fig. 20 u. 32, Taf. XXIII, Fig. 41, 48, 52 u. 54).

Wir haben fast gar keine Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Genitalorgane von Phyllopoden. Nur bei Claus (20 u. 40) finden wir einige Andeutungen über das Entstehen, nicht aber über die weitere Entwicklung der Eierstöcke und Hoden bei *Apus*, *Artemia* und *Branchipus*. Die ersten Anlagen der Genitalorgane erscheinen als lange, cylinderförmige Gruppen von Zellen embryonalen Charakters, und wir stellen uns die weitere Entwicklung einer Gonade bei schalentragenden Phyllopoden in der Art vor, daß die Wandungen dieser Genitalanlagen nach außen taschenförmige Auswüchse senden, welche noch vielen andern ebensolchen Auswüchsen Ursprung geben und so verzweigte Gonaden, welche bei den Apodiden so gut ausgesprochen sind, bilden.

H. M. Bernard (58) bildet bei *Lepidurus glacialis* Gonaden ab, welche einen primitiveren Typus vorstellen, indem ihre Auswüchse nicht so zahlreich, wie bei *Lepidurus productus* oder *Apus cancriformis* und auch nicht so stark verzweigt erscheinen. Bei den Arten mit sehr verzweigten Eierstöcken, wie z. B. bei *Lepidurus productus* oder *Leptestheria siliqua* begegnen wir Hoden, welche viel weniger verzweigt sind, wie wir es auf unsern Abbildungen der

Längsschnitte vom Männchen des *Lepidurus productus* sehen (Taf. XXIII, Fig. 42).

Soviel ich weiß, sind Übergangsformen zwischen den Genitalorganen des Branchipodentypus und zwischen denen der schalentragenden Phyllopoden noch nicht beschrieben, obgleich sie schon NITSCHE (25) bei *Branchipus Grubii* Dyb. gesehen und auf seiner Fig. 10 der Taf. XXII abgebildet hat. Bei diesem *Branchipus*, ganz ebenso, wie bei *Chirocephalus Josephinae* Gr. (Taf. XXII, Fig. 18) wachsen die Eier auf der inneren, dem Darmkanal zugewandten Wand des Eierstockes. So bekommt man, wenn man einen ganz reifen Eierstock herauspräpariert, die innere Wandung des Eierstockes mit zapfenartigen Auswüchsen bedeckt zu sehen.

Die Eier können aber nicht nur an der inneren Wand gebildet werden. Auch die äußere Wand kann alles zur Eibildung Nötige besitzen. Das sehen wir z. B. bei den ostasiatischen *Branchipodopsis affinis* Sars, welche SARS nicht nur aus der Mandschurei, sondern auch aus der Mongolei beschrieben hat.

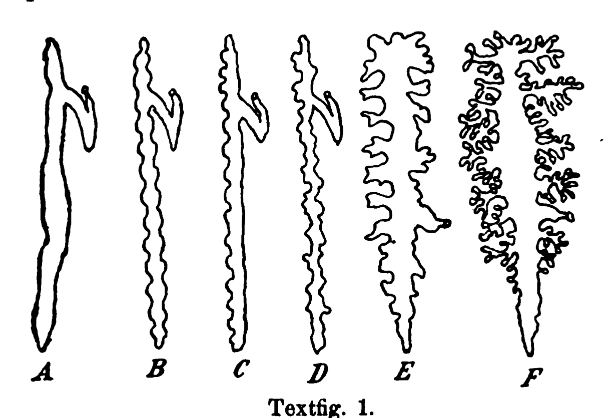
Bei diesen Crustaceen treiben die reifen oder reifenden Eier die Ovariumwand beiderseits hoch hervor, wie man es z. B. auf unsrer Fig. 74 der Taf. XXIV sieht. Diese Ausstülpungen schließen von einem bis vier, fünf Eier ein. An wahre Follikel ist hier noch nicht zu denken, doch macht dieser Eierstockbau die Entstehung der Follikel einerseits, der verzweigten Eierstöcke und Hoden anderseits verständlich.

Wir können uns also folgende Reihe der Eierstockformen bei den Phyllopoden vorstellen. Die Stammform, in welcher auch der verzweigte Eierstock bei der Larve von *Apus* nach CLAUS (20) erscheint, ist die cylindrische Röhre wie bei vielen Branchipoden (Textfig. 1 *A*); ihr folgt die rosenkranzförmige Form des *Chirocephalus carnuntanus* (Textfig. 1 *B*); wenn die Eier sich einseitig entwickeln, kommen wir zum Eierstock von *Branchipus Grubii* und im kleineren Maße von *Chirocephalus Josephinae* (Textfig. 1 *C*). An diese Form knüpft sich der beiderseitig entwickelte Eierstock von *Branchipodopsis affinis* an (Textfig. 1 *D*). Wenn man sich die zweiseitigen Auswüchse verlängert vorstellt, so kommt man zum Schema der Gonade des *Lepidurus glacialis*, wie sie von BERNARD (58) dargestellt und auf unsrer Textfig. 1 *E* abgebildet ist. Endlich, wenn man sich diese Auswüchse noch mehr verzweigt vorstellt, kommt man leicht zum gewöhnlichen Typus der beschalten Phyllopoden.

Es bleibt noch ein Unterschied zwischen den Gonaden der

Branchipoden und der schalentragenden Phyllopoden, nämlich der, daß die Eierstöcke des ersten Typus nur aus einem hinteren, ins Abdomen sich herabsenkenden Ast bestehen, während die Eierstöcke der schalentragenden Phyllopoden zwei gleichartige Zweige tragen. Der hintere Eierstockast ist aber bei diesen Tieren meist schwächer entwickelt als der vordere.

Dieser Unterschied muß aber nicht zu hoch verwertet werden. Die Branchipoden besitzen auch oft kleine vordere Eierstockäste, wie



Textfig. 1.
Verschiedene Typen der Eierstöcke der Phyllopoden. *A, Branchipus stagnalis; B, Chirocephalus carnuntanus; C, Branchipus Grubei; D, Branchipodopsis affinis; E, Lepidurus glacialis; F, Lepidurus productus.*

es z. B. Claus (20) bei *Chirocephalus carnuntanus* und *Branchipus Braueri* abbildet.

Typisch haben also die beiden Gruppen zweiästige Eierstöcke, nur wird bei den Branchipoden hauptsächlich der hintere, bei den schalentragenden Phyllopoden der vordere Ast entwickelt.

2. Die Bildung und das Wachstum der Eier bei Phyllopoden.

Ich spreche in diesem Abschnitte nicht über die Entstehung der Phyllopodeneier, sondern über deren Ausbildung aus dem jüngsten Stadium im Eierstocke, bis zum definitiven, zur Ablage fertigen Eie. Wie wir aus dem folgenden sehen werden und wie wir es von früheren Verfassern kennen, erleidet das Ei der Phyllopoden bis zu seiner vollständigen Ausbildung viele Vorgänge, von denen einige interessant, aber nicht unerwartet erscheinen.

Es waren hauptsächlich E. van Beneden und Bessels (19), Weismann (28) und H. Nitsche (25), welche auf die Fähigkeit der Eizellen bei den Phyllopoden und Cladoceren Nahrung aufzunehmen

ihre Aufmerksamkeit gerichtet haben. Schon im Jahre 1870 fütterten E. van Beneden und Bessels die Lernaeideneier mit Erfolg mit Karminkörnchen (19, S. 35) und im Jahre 1875 hat Weismann gezeigt, daß bei *Leptodora* jede vierte Eizelle zum Ei wird, während die drei folgenden Zellen ihr zur Nahrung dienen. Nitsche (25) hat im Jahre 1875 auch bei *Branchipus* Nährzellen gefunden, welche in demselben Jahre Spangenberg (26) für Abortiveier hielt. Aber noch 10 Jahre später bestreitet ein so berühmter und ausgezeichneter Forscher, wie Claus, die Existenz der Ei- und Nährzellen bei den Branchipoden (40). Er will auch keinen Unterschied zwischen dem Baue der Kerne der Eizellen und Nähr-, oder, wie sie Spangenbeg nennt, Abortivzellen erkennen. Erst nach der vortrefflichen Arbeit von A. Brauer (59), welche 1892 erschien, — Brauer untersuchte *Branchipus Grubei* und *Apus cancriformis* — kennen wir ganz genau die Existenz von Ei- und Nährzellen bei den Phyllopoden und auch den Unterschied im Bau der Kerne dieser beiden Zellenarten.

Wenn man aber aufmerksam die Literatur über die Eibildung bei Crustaceen studiert, so findet man, daß diese Unterschiede zwischen Ei- und Nährzellen und die Fähigkeit der Eier, auf die eine oder andre Weise Nahrung aufzunehmen, auch vielen andern Crustaceengruppen zukommen.

Ich habe diese Erscheinungen hauptsächlich bei *Chirocephalus Josephinae* studiert, und fange die Darlegung meiner persönlichen Beobachtungen mit der Beschreibung der Eibildung und Einährung bei dieser Art an.

Der Eierstock des *Chirocephalus Josephinae* gleicht sehr dem des *Branchipus Grubei*, wie ihn Nitsche (25) beschreibt.

Er ist nur an seinem hinteren Ende gewölbt (Fig. 1, Taf. XXI), weiter nach vorn seitlich komprimiert (Taf. XXI, Fig. 7), und zwar in der Weise, daß die freie, als Eileiter dienende Seite lateralwärts gerichtet erscheint, indem die die Eier bereitenden, als Keimlager dienenden Teile der Bauchmittellinie zugewendet erscheinen.

Die Dimensionen des Eierstockes sind in seinen verschiedenen Teilen sehr verschieden. So mißt der Durchmesser des hinteren, gerundeten Endes etwa 0,046 mm, die größere Breite des Querschnittes im hinteren Teile, wo der Eierstock schon komprimiert zu erscheinen anfängt (Taf. XXI, Fig. 7) 0,146 mm, und die größere Breite des vorderen Eierstockendes, wo der Eierstock sich zu krümmen anfängt um in den Oviduct einzumünden (Taf. XXI, Fig. 6) 0,339 mm.

Die kleinere Breite bleibt fast ohne Veränderung (Taf. XXI, Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, Taf. XXII, Fig. 17). Nur da, wo wir reife Eier treffen, finden wir scharf ausgesprochene Wandausdehnungen.

Der Eierstock besitzt eine gut ausgebildete Epithelwandung, welcher eine sehr feine Bindegewebsbekleidung anliegt. Die Epithelzellen sind gut an der freien, als Eileiter dienenden Seite des Eierstockes zu sehen, überhaupt da, wo im Eileiter ein nicht zu großes Ei liegt, oder da, wo die Eizelle eigentümlich degeneriert und zu einer halbflüssigen körnigen Masse geworden ist (Taf. XXI, Fig. 13 *oz*). Da, wo im Eileiter ein größeres, ausgestoßenes reifes Ei durch ein kleineres, noch nicht vollständig reifes Ei ersetzt ist, macht die durch das Bindegewebe gebundene Epithelwandung zahlreiche, manchmal regelmäßig sich legende Falten (Taf. XXI, Fig. 2 *ep.od*). An einigen Schnitten, wo die Eierstockwand schräg zerschnitten ist, sieht man die Epithelzellen sehr gut ausgesprochen (Taf. XXII, Fig. 17 *ep.od*).

Was den inneren Bau des Eierstockes betrifft, so steht derselbe dem Bau des Eierstockes von *Branchipus Grubei*, wie ihn NITSCHE beschreibt (25), und *Branchipus stagnalis*, wie ihn CLAUS (40) abbildet, sehr nahe.

An dem ventralwärts gerichteten Ende befindet sich das Keimlager (Fig. 4, 7, Taf. XXI, Fig. 18, Taf. XXII *kl*). Hier sind die Zellen, wie es schon NITSCHE (25) und CLAUS (40) gezeigt haben, so dicht aneinander gedrängt, daß man ihre Konturen schwer unterscheidet, und daß, wie CLAUS bemerkt »der Anschein erweckt wird, als sei eine Ansammlung feinkörnigen Protoplasmas von einer großen Zahl von Kernen dicht erfüllt«[1]. Die Kerne sind im Keimlager noch sehr klein und messen etwa 0,006 mm. Man kann noch in den Kernen keinen Unterschied zwischen den künftigen Ei- oder Nährzellenkernen bemerken.

Das Keimlager bildet, wie es schon NITSCHE (25) gezeigt hat, keinen langen ununterbrochenen Strang, wie es SPANGENBERG (26) meint, sondern besteht aus kurzen, spindelförmig aussehenden Zellengruppen (Taf. XXII, Fig. 18 *kl*), ganz so, wie es NITSCHE (25) auf seiner Fig. 10, Taf. XXII zeichnet.

Auch kann man hier nicht von einer langen, ununterbrochenen Eierschnur, wie es SPANGENBERG will, sprechen, sondern wir sehen bei *Chirocephalus Josephinae*, ebenso wie es NITSCHE (25) bei *Branchipus Grubei* gezeichnet hat, gruppenweise geordnete Eizellen, welche

---

[1] 40, S. 82 (348).

sich vom Keimlager abtrennen und später zu schnurartigen Gruppen auswachsen (Taf. XXII, Fig. 18).

An Querschnitten sieht man, wie es schon bei *Branchipus stagnalis* CLAUS (40) und bei *Branchipus Grubei* AUGUST BRAUER (59) gezeigt haben, daß die Zellengruppen um so größere Zellen haben, je weiter sie vom Keimlager entfernt sind (Taf. XXI, Fig. 3, 4, 6, 7, Taf. XXII, Fig. 18). Auf denselben Abbildungen sieht man auch ganz gut, daß die Zellengruppen durch gut ausgesprochene Spalträume begrenzt erscheinen. Hier finden wir ganz dasselbe, was CLAUS (40) bei *Branchipus stagnalis* beschreibt, und so können wir mit demselben wiederholen, daß bei *Chirocephalus Josephinae* »zur Bildung einer ventralen Zellensäule, die sich durch weitere Differenzierung in den gewundenen Zellenstrang verwandelt, kommt es überhaupt nicht, vielmehr ordnet sich die Zellenmasse des Stranges mit dem fortschreitenden Wachstum durch Bildung von Spalträumen in der Weise, daß in dorsoventraler Richtung Columnen von Zellen auseinanderweichen, welche den Eindruck von einfachen oder doppelten, durch eine helle Zwischensubstanz gesonderten Zellreihen machen und im optischen Längsschnitt das Bild gewundener Zellenstränge bieten«[1]. Nur die Richtung ist bei *Chirocephalus Josephinae* etwas geändert, da hier die Keimlager nicht an der ventralen, sondern an der medialen Wand des Eierstockes liegen.

Im ganz hintersten Ende des Eierstocks, wo, wie es auch NITSCHE (25) für *Branchipus Grubei* zeichnet, sich nur die Keimlagerschicht befindet (Taf. XXI, Fig. 1), finden wir nur indifferente Keimzellen. Schon in kürzester Entfernung vom hinteren Ende, etwa 0,3 mm entfernt, sehen wir schon einige Zellenreihen, und in der Höhe eines Halbmillimeters finden wir Zonen, wo man schon die typischen Nährzellen unterscheiden kann (Taf. XXI, Fig. 7 *nz*).

Schon SPANGENBERG (26) und NITSCHE (25) haben den Unterschied zwischen den Eizellen und Nährzellen bei den Branchipoden kennen gelernt. Es war aber AUGUST BRAUER (59) und später WOLTERECK (82), die dieser Frage mehr Aufmerksamkeit widmeten. BRAUER zeigte, daß der größte Teil der Eierstockszellen zu Nährzellen wird, und nur der kleinste zu Eizellen (82, S. 100—102). BRAUER bestätigt gegen die Meinungen von CLAUS die älteren Angaben NITSCHES und SPANGENBERGS und findet, daß bei *Branchipus*

[1] 40, S. 83 (349).

Grubei zwischen den Kernen der Ei- und Nährzellen ebensolche Verschiedenheiten existieren, wie sie v. SIEBOLD (20) und H. LUDWIG (24) für *Lepidurus productus* konstatiert haben. »Während in den zu Eizellen werdenden Keimzellen der Kern nach kurzem Ruhezustand zur Ausbildung der Chromosomen schreitet, der eine Nucleolus bald verschwindet oder wenig hervortritt, und der ganze Kernraum homogen erscheint und sich wenig färbt, bleiben diese Veränderungen beim Kern der Nährzellen aus, dagegen treten hier andre ein. Er wächst rasch und übertrifft bald die auf gleicher Höhe mit ihm liegenden Keimbläschen, der ganze Inhalt färbt sich intensiv, außer dem einen von Anfang an vorhandenen Nucleolus, der auch zu wachsen scheint, treten im Kernraum zerstreut viele andre, meist unregelmäßig gestaltete, sich ebenso stark färbende Chromatinbrocken auf, oder es liegen überall zerstreut zahlreiche kleine Chromatinkörner, die in einem sich ebenfalls stärker als in andern Kernen färbenden Netz gelagert sind[1].«

Fast dasselbe Bild zeigen die Ei- und Nährzellen bei *Chirocephalus Josephinae*. Auf der Fig. 28 (Taf. XXII) finden wir eine typische Eizelle mit ihrem typischen, an Chromatin armen Kerne (*ox*), sowie zahlreiche, mit lebhaft gefärbten Kernen versehene Nährzellen (*nz*). Der Durchmesser des Kernes der Eizelle oder des Keimbläschens mißt etwa 0,008 mm, während der der Nährzellenkerne etwa 0,015 mm lang erscheint. In dem Keimbläschen unterscheiden wir ein stärkeres und drei bis vier schwächere Chromatinkörperchen, während die Kernsubstanz der Nährzellen zu größeren Massen der sich lebhaft färbenden Substanz zerteilt ist, die sich größtenteils in der Mitte und an der Peripherie des Kernes sammelt. Denselben Typus des Baues der Kerne der Nährzellen finden wir an andern Bildern von *Chirocephalus Josephinae*, was man auf den Fig. 2, 3, 4, 6, 7, 9 Taf. XXI und Fig. 17, 18, 22, 25 und 28 Taf. XXII sehen kann.

Die früheren Verfasser geben nicht die Weise an, auf welche die Nährzellen die Eizelle bei den Branchipoden ernähren. Nur A. BRAUER (59) schreibt, daß die Nährzellen »dem Ei wie eingepreßt sind«. Auf seiner Fig. 101 der Taf. VI sieht man auch ein Ei, welches der Nährzelle so dicht anliegt, daß man schon zwischen ihnen keine Grenze bemerken kann. Es war WOLTERECK (82), welcher dem Schicksale der Nährzellen viel Aufmerksamkeit geschenkt

---

[1] 59 (S. 7).

hat. Er untersuchte zwar keine Phyllopoden, sondern Ostracoden, doch zeigen hier viele Erscheinungen große Ähnlichkeit mit dem, was wir bei *Streptocephalus auritus* gesehen haben, und ich werde später dieser höchst interessanten Arbeit noch manche Zeilen widmen.

Wenn wir sorgfältig ganze Schnittserien der Eierstöcke von *Chirocephalus Josephinae* studieren, so finden wir öfters die von A. Brauer (59) gesehenen ins Ei eingepreßten Nährzellen (Taf. XXII, Fig. 22 und 25). Die »eingepreßten« Nährzellen stellen zwei Formen vor. Entweder sie unterscheiden sich gar nicht von den massenhaft im Eierstocke sich befindenden Zellen (Fig. 25), oder sie unterscheiden sich von diesen durch Schwäche, kleinere Größe, endlich vollkommenes Verschwinden der Kerne.

Wie kann man solche Erscheinungen erklären? Wir sehen hier die Nahrungsaufnahme der Eizellen durch die Nährzellen. Die »eingepreßten« Zellen haben im Anfange ihres festen Anklebens an die sie zum Teil umfassende Eizelle eine Form und einen Bau, womit sie von denen andrer Nährzellen in nichts differieren. Aber später dient die Zelle zur Nahrungsbeschaffung für die Eizelle. Wir können diese Art noch nicht vom chemischen Standpunkt erklären, obgleich wir seit langer Zeit wissen, daß bei den Apodiden die Nährzellen ebenso funktionieren. Die sich so intensiv färbende Substanz, welche Woltereck mit vollem Recht vom Chromatin, wie es von Brauer angesehen wird, unterscheidet, verschwindet allmählich. Wahrscheinlich wird sie durch die chemische Tätigkeit des Organismus flüssig, wie es Woltereck (82) auch für die Ostracoden annimmt und wird in diesem flüssigen Zustande von der Eizelle absorbiert.

Die Kerne der Nährzellen wachsen sehr bedeutend. Beim *Streptocephalus auritus*, wie wir später sehen werden, wachsen sie so enorm, daß die ganze Zellmasse schließlich zum Kerne wird. Eben dasselbe schreibt Woltereck auch für die Ostracoden (82). Wenn in der Zelle keine sich intensiv färbende Kernsubstanz bleibt und die Nährzelle nicht mehr für ihre Nähraufgabe fähig erscheint, werden ihre Reste abgestoßen; in der Eizellenwand bleibt noch für einige Zeit eine scharf ausgesprochene Einbuchtung, welche später bei dem reifen Ei vollständig verschwindet. Unsre Fig. 25 zeigt uns einen Schnitt durch eine Eizelle, in welche die Nährzelle eingepreßt ist, aber in ihrem Bau sich von den übrigen Nährzellen noch nicht unterscheidet. Auf der Fig. 22 (Taf. XXII) sehen wir eine Eizelle, in welche zwei Nährzellen eingepreßt sind. Bei diesen

Nährzellen sind aber die Kerne schon ganz verschwunden, und eine von diesen Zellen, nämlich die der linken Seite der Abbildung, von denen nur kleine, wie ausgepreßte Reste bleiben, wird von der Eizelle abgeworfen.

Solche Nahrungsaufnahmeweise wird auch in andern Tierklassen beschrieben. So finden wir in der schönen Abhandlung von Korschelt über *Ophryotrocha puerilis* Angaben über die Nahrungsaufnahme des wachsenden Eies. Auch hier wird dem Ei eine Nährzelle in der Weise angeklebt, daß selbst zeitweise die Grenzen zwischen diesen Zellen verschwinden. Der Kern der Nährzelle wird enorm groß, er färbt sich höchst intensiv. Bei reiferen Eiern finden wir den dem Ei ansitzenden winzigen Rest der Nährzelle, welcher vom Ei scharf abgegrenzt erscheint[1].

Diese Art Nahrungsaufnahme wird bei noch reifenden, ziemlich großen Eizellen beobachtet, ungefähr von demselben Entwicklungsstadium, wie die größten auf der Fig. 18 unsrer Taf. XXII abgebildeten Eier.

Reife, aber noch nicht ausgeworfene Eier, sowie der vollständigen Reife schon sehr nahe, große Eier, ernähren sich auf eine ganz andre Weise.

Sie nehmen ihre Nahrung auf phagocytäre Weise ein.

Wenn die Eizelle groß genug ist und genug Nahrungssubstanzen aufgenommen hat, wird sie zum Ei. Diese Verwandlung fängt an mit dem Erscheinen von Dotterkörnchen in der Mitte der Zelle, und schon bald kann man im Ei scharf zwei Zonen unterscheiden, eine peripherische, keine Dotterkörnchen enthaltende und aus feingranulierter Substanz bestehende (Taf. XXII, Fig. 29 *px*), und eine innere aus Dotterkörnchen bestehende (Fig. 29 *dt*). Im Anfang sind die Dotterkörnchen noch sehr fein, so daß man sie wohl zu unterscheiden, aber noch nicht zu messen im stande ist (Taf. XXI, Fig. 3 *ox*), und nur an der Grenze zwischen dem Dotter und der peripherischen Zone unterscheidet man klar genug die sich hier etwas lebhafter färbenden Körnchen; später aber werden die Dotterkörnchen viel klarer, man ist imstande sie zu messen, und ihr Durchmesser hat die Länge ungefähr von 0,0012 mm. Die Grenze zwischen der peripherischen Zone und der Dottermasse ist sehr scharf zu sehen. Es ist dadurch bedingt, daß an dieser Grenze sich eine

---

[1] E. Korschelt, Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Diese Zeitschr. 1895. Bd. LX.



Reihe von sich sehr intensiv färbenden Strichen bildet (Fig. 29 *gr.st*). Diese Streifchengrenze ist sehr gut auch in den Eiern von andern Phyllopoden zu beobachten, z. B. bei *Lepidurus productus* (Taf. XXII, Fig. 30 *gr.st*), bei *Chirocephalus carnuntanus* zerfließen die einzelnen Streifchen stellenweise zu größeren, ununterbrochenen Streifen, welche sich an einigen Stellen auf eine gewisse Länge sehen lassen (Taf. XXIV, Fig. 68 *gr.st*).

So gebaute Eier trifft man auf der ganzen Länge des mittleren Drittels des Eierstockes, sowie auch stellenweise in seinem hinteren Drittel; im vorderen Drittel aber sind die Eier so voll von Dotter gepfropft, daß die Keimbläschen und die Grenzstreifchen dort nicht mehr zu sehen sind (Taf. XXI, Fig. 2, 3, 6, 9, Taf. XXII, Fig. 17 *ei*).

Die reifen Eier begegnen auf ihrem Wege noch vielen unverbrauchten Nährzellen und verzehren dieselben (Fig. 3, 6, 9 der Taf. XXI, Fig. 17 der Taf. XXII). Die Nährzellen sind zuerst von der peripherischen Zone umschlungen, in welche aber aus dem Dotter einzelne Körnchen eintreten (Fig. 3 *ei* und *nz*). Später treten die Nährzellen vollständig ins Ei ein und ihre Substanz mischt sich mit dem Dotter. Oft sieht man im Dotter große, hellere Räume, in welchen man noch die Reste der Nährzellenkerne bemerkt (Taf. XXI, Fig. 9 *nz*). Es scheint, daß bei diesem Nährzellenverschlucken eine ziemlich große Mannigfaltigkeit herrscht, sowohl in der Art und Weise des Vorganges, wie in der Zahl der aufgenommenen Nährzellen. So sieht man auf der Fig. 3 der Taf. XXI nur eine Nährzelle (*nz*), welche in die Mitte des ihr anliegenden Endes des Eies eintritt; während auf der Fig. 17 der Taf. XXII man ebenso aufgeschluckte Nährzellen findet, zeigen uns die Fig. 6 u. 9 der Taf. XXI ganze Reihen der Nährzellen, welche vom Ei aufgenommen werden. Auf der Fig. 6 z. B. bemerkt man, wie ein ganzer Teil der »gewundenen Eischnur« ins Ei eintritt, während man auf der Fig. 9 mehrere Reste der vom Ei assimilierten Nährzellen findet.

Die chemische Verarbeitung des Nährmaterials findet hier im Innern des Eies Platz. Man sieht auf den Fig. 6, 9 u. 17, wie die Konturen der Nährzellen im Eidotter blaß werden und endlich vollständig verschwinden. Auch in den Kernen sieht man viele Veränderungen, welche aber in nichts an die Veränderungen bei der Nahrungszufuhr zur Eizelle erinnern. Dort bemerkt man wie bei den Ostracoden nach Woltereck's Untersuchungen, gewisse Veränderungen in der sich intensiv färbenden Kernsubstanz, welche mit

deren Verflüssigung endigen, hier sieht man wahre Verdauungsresultate.

So sehen wir bei *Chirocephalus Josephinae* zwei Arten von Nahrungsaufnahme durch die Eier, die eine Art, welche der Eizelle eigen ist, die andre, welche wir bei den reifen Eiern finden. Die erste Art ist, wie wir sehen werden, vielen Phyllopoden, sowie auch andern Crustaceen gemein, die phagocytäre Ernährung ist aber bei den Crustaceen noch nicht beschrieben, obgleich wir Spuren davon bei älteren Verfassern finden und gesehen haben, daß E. VAN BENEDEN und BESSELS (18) schon vor ungefähr 40 Jahren die Copepodeneier mit Erfolg mit Karminpulver gefüttert haben.

Jetzt wenden wir uns zur Nahrungsaufnahme bei *Streptocephalus auritus.* Der Eierstock dieses Krustentieres besteht aus denselben Elementen, wie der Eierstock von *Chirocephalus Josephinae.*

Auch hier finden wir ein Keimlager (Fig. 64, Taf. XXIV *kl*), aus welchem sich Zellenreihen (*zl*) abspalten, auch hier wird die medianwärts gerichtete Seite des Eierstockes zu einem von Epithel bekleideten Eileiter (Fig. 64 *ep.od*); auch hier treten reife Eier in diese Röhre ein, um durch den Oviduct in den Eisack abgeführt zu werden (Taf. XXIV, Fig. 59 *ei*), aber die Art der Nahrungsaufnahme der Eizellen und der Eier ist eine ganz andre.

Man unterscheidet bei *Streptocephalus* ganz klar die Eizellen (Taf. XXIV, Fig. 70 *oz*) von den Nährzellen (Taf. XXIV, Fig. 62 u. 69 *nz*). Die Unterschiede im Kernbau sind hier noch schärfer als bei *Chirocephalus Josephinae.* Die Größe der ausgebildeten Kerne ist in den beiden Zellenarten ganz gleich und schwankt gegen 0,011 mm, aber im Bau merken wir sehr beträchtliche Verschiedenheiten. Die Keimbläschen sind bei *Streptocephalus* noch ärmer an Chromatin, als bei *Chirocephalus Josephinae*, weswegen sie oft ganz blaß erscheinen. Die Kerne der Nährzellen dagegen sind so reich an der sich intensiv färbenden Substanz, daß man in ihnen selbst gar keine Struktur zu sehen imstande ist.

In den Kernen der Eizellen (Taf. XXIV, Fig. 70 *oz*) sieht man winzige, wie Staub zerstreute Chromatinteilchen. Die Nährzellen haben Kerne, welche sich mit allen Tinktionsmitteln sehr intensiv färben. Diese Kerne wachsen in den Nährzellen sehr stark aus, so daß endlich die ganze Nährzelle zum Kern wird (Taf. XXIV, Fig. 62 *nz*). Zu derselben Zeit fangen die kernreichen Zellen an in kleinere Stücke zu zerfallen und zerbröckeln (Taf. XXIV, Fig. 67 *nzr*), so daß sie endlich ganz kleine, meistens kreisrunde Stückchen darstellen. Diese

Stückchen verschwinden allmählich und ihr Verschwinden ist eng mit dem Wachstum der Eizellen verknüpft.

Hier begegnen wir derselben Nahrungsaufnahme, wie es WOLTERECK (82) bei den Ostracoden beschreibt.

WOLTERECK findet bei den Cypriden, daß in den Nährzellen »verschwindet der Nucleolus und zerteilen sich die dunklen Chromatinkugeln«, daß »der ganz geringe Zellleib«, sowie der Kern »behalten ihren Umfang bei, bis die Zellen am Ende des Ovariums, zur Zeit, wenn die Eizelle sich mit der Eischale umgibt, zerfallen«. Er schreibt weiter: »die Zahl der Chromosomen scheint die Normalzahl 12 überschreiten zu können — eine ‚Hyperchromatose' —, wie sie von degenerierenden Zellen (im Carcinom usw.) des öftern beschrieben worden ist«. Später beschreibt er das Gruppieren dieser Chromosomen, welche man besser Stücke sich lebhaft färbender Kernsubstanz nennen kann, zu Diaden, Tetraden, Kugeln, Astern usw., welche schließlich »eine amorphe, tief dunkle Masse bilden, die den Kern völlig ausfüllt«[1].

Ich habe keine Gruppierung der Chromosomen zu Diaden, Tetraden usw. beobachtet, kann aber das enorme Wachstum des Kernes, seine vollständige Ausfüllung durch eine amorphe tief dunkle Masse und seine endliche Zerfällung zu kleinsten Stückchen und Bröckeln konstatieren.

Ich schließe mich hier der Auffassung von WOLTERECK (82) an, nach welcher »es sich um Produkte des Stoffwechsels« handelt, »um Substanzen, welche während der aktiven Tätigkeit des Kernes (Chromatins) in Erscheinung treten und, ohne bei der Bildung obengenannter Zellorgane[2] eine spezielle Rolle zu spielen, in gelöster oder ungelöster Form in das Zellplasma übergehen«.

WOLTERECK hat vollkommen Recht, wenn er diese Kernprodukte mit den Nucleolen, welche HÄCKER[3] als »Abspaltungsprodukt oder Nebenprodukt des Stoffwechsels« bezeichnet und WILSON[4] »a passive material«, »directly or undirectly derived from the chromatin« nennt, vergleicht. Auch hat er Recht, indem er die »proteusähnliche Mannigfaltigkeit«, die »Regellosigkeit« dieser »Stoffwechselprodukte« in

[1] 82, S. 604.

[2] D. i. Chromosomen, Achromatin, Centrosomen usw.

[3] HÄCKER, Biologisches Centralblatt. Bd. XVII. Auch in vielen andern seiner Abhandlungen richtet dieser vortreffliche Forscher seine Aufmerksamkeit auf die so wichtigen Fragen der Eiernährung und der Produkte des Stoffwechsels.

[4] E. B. WILSON, The cell in Development and Inheritance. New York 1902.



Formen von »Körnchen, Bläschen, Würstchen, Brocken und Kugeln,« deren Erscheinung und Verschwinden durch »die chemische und physikalische Labilität der Stoffe« erklärt[1].

Diesen Anschauungen kann ich mich vollständig anschließen, nur möchte ich noch stärker unterstreichen, daß nicht jeder sich intensiv färbende Teil des Kernes Chromatin ist, und daß wir es hier viel mehr mit den die chemische Tätigkeit der Zellen auslösenden Elementen zu tun haben, als mit den die morphologische Tätigkeit regulierenden Chromatin- und Centralkörpern.

Leider sind die Fragen über Zellenernährung, Zellenstoffwechsel, die Probleme der Nucleolen noch sehr spärlich bearbeitet, und es genügt die Compendien von WILSON, OTTO v. FÜRTH[2] oder GURWITSCH[3] zu konsultieren, um zu sehen, wie wenig noch in dieser Richtung gemacht ist. So ist z. B. die Frage über Pyrenolyse, welche in unserm Falle von hoher Wichtigkeit erscheint, noch fast gar nicht berührt.

Wir finden also bei den Branchipoden drei Arten der Eiernährung: 1) die phagocytäre Ernährung der Eier bei *Chirocephalus Josephinae*, 2) die Absorption der Nährstoffe mit Hilfe der Nährzellen und die Assimilation ihrer sich intensiv färbenden Kernstoffe durch die Eizellen bei demselben Tiere und 3) die Absorption der in feinste Bröckchen zerfallenden und in der Ovariumflüssigkeit sich lösenden in tiefgefärbte Substanz umgewandelten Nährzellen bei *Streptocephalus auritus*.

Bei den schalentragenden Phyllopoden erscheint die Ernährung der Eier viel einförmiger, obgleich wir auch hier schwache Anklänge an das, was wir bei den Branchipoden sehen, finden.

Bei *Lepidurus productus* sehen wir im gut entwickelten, aber noch jungen Follikel, wie seit lange bekannt, vier Zellen (Taf. XXII, Fig. 20). Von diesen Zellen ist die distal liegende (Fig. 20 *ox*) die Eizelle, die andern Nährzellen. H. BERNARD zeichnet auf seinen halbschematischen Abbildungen (58, Fig. 33) bei *Lepidurus glacialis* proximale Zellen als Eizellen. Ich weiß nicht, wie es bei *Lepidurus glacialis* in Wahrheit ist, doch glaube ich, daß auch bei diesem Tiere die distalen Zellen als Eizellen funktionieren, da es so auch bei *Apus*, *Limnetis*, *Estheria* und *Leptestheria* nach meinen Beobachtungen, sowie bei *Limnadia lenticularis*, nach denen von NOWIKOFF (88) besteht. Die

[1] 82, S. 616.

[2] O. v. FÜRTH, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

[3] A. GURWITSCH, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.



Eizelle ist merkbar die kleinste, und ihr Kern ist viel kleiner als der der Nährzellen. Er mißt nämlich bei den mit Flemmingscher Flüssigkeit fixierten Exemplaren (Fig. 20) von 0,015 bis (Fig. 32, Taf. XXII) 0,02 mm, bei den in Tellyesnitzskys Flüssigkeit fixierten (Taf. XXII, Fig. 28) von 0,02 bis 0,027 mm, und bei den Weingeistexemplaren von 0,018 bis 0,021 mm (Taf. XXIII, Fig. 52). Die Nährzellenkerne haben einen Durchmesser von 0,035 bis 0,042 mm bei der Bearbeitung mit Flemmings Gemische, von 0,036 bis 0,046 mm bei den mit der Flüssigkeit von Tellyesnitzsky fixierten Follikeln und von 0,035 bis 0,043 mm bei den Spiritusexemplaren.

Über die Verschiedenheit des Baues der Kerne dieser zwei Zellenarten ist schon viel geschrieben, und wir werden darüber nicht viel sprechen. Wir zeigen nur, daß bei *Lepidurus productus* beide Kernarten gut ausgesprochene Kernmembranen zeigen (Fig. 20 und 32, Taf. XXII), daß die Keimbläschen immer von ein bis drei, am häufigsten aber zwei große Nucleolen haben (Taf. XXII, Fig. 20, 21 und 32, Taf. XXIII, Fig. 52 *ox* und *nx*), und daß die Follikel mit einer Follikelmembran bedeckt sind, in welcher man da und dort auch Epithelzellen erkennt (Taf. XXII, Fig. 21 *f.ep*).

Die Keimbläschen bleiben so lange ohne Veränderung, als das Eiplasma sich noch nicht zum Dotter verändert. Die Eizelle wächst allmählich; im Follikel der Fig. 20 von Taf. XXII ist sie noch kleiner als die Nährzellen, sowie im Follikel, welcher auf der Fig. 32 abgebildet ist; es steht aber ganz anders mit den andern abgebildeten Follikeln. So ist, auf Fig. 21, die Eizelle des unteren Follikels den Nährzellen gleich, im oberen aber fängt sie an dieselben an Größe zu übertreffen, obgleich der Bau des Keimbläschens noch nicht verändert ist, aber auf den Abbildungen 24, 26, 33 der Taf. XXII und 47 der Taf. XXIII, wo die Eizelle schon zum Ei ausgebildet erscheint und die Nährzellen an Umfang weit übertrifft, sieht man auch das Keimbläschen seinen Bau und seine Größe wesentlich verändern.

Die Kernmembran, welche in den Abbildungen 23 und sogar 47 noch deutlich zu sehen ist, verschwindet bei den Eiern, welche in den Fig. 24, 26 und 33 abgebildet sind. Ganz reife, dem Austreten nahe Eier, z. B. das in der Fig. 24, Taf. XXII abgebildete, wo man den Kern schwer findet, entbehren der Kernmembran immer.

Das Chromatin, denn hier ist vom wahren Chromatin zu sprechen, zerteilt sich allmählich in kleinste Partikeln. Bei noch nicht enorm ausgewachsenen Eiern, z. B. denen, die auf den Fig. 23 und 26 abgebildet sind, erscheint es noch in gut sichtbaren Körnchen, selbst

in Nucleolen (Fig. 29). Später sind diese Chromatinpartikeln immer schwerer zu sehen (Taf. XXIII, Fig. 47, Taf. XXII, Fig. 33), bis sie endlich bei den vollständig reifen Eiern (Taf. XXII, Fig. 24) gar nicht zu unterscheiden sind. Bei solchen Eiern erkennt man den Kern besser mit den Farben, welche die achromatischen Substanzen färben, als mit denen, die das Chromatin färben, und die Fig. 24, Taf. XXII ist von einem Präparate, welches mit Ehrlich-Biondi-Heidenhains Dreifarbenmischung tingiert war, genommen.

Im Plasma erkennt man manchmal noch ziemlich lange nicht den Dotter und die peripherische Zone. So finden wir z. B. bei einem Eie, welches im Keimbläschen fast kein Chromatin zeigt und das etwa 0,35 mm lang erscheint, noch keine Verteilung des Inhaltes in peripherische Zone und Dotter, obgleich andre Eier von derselben Länge, z. B. das auf der Fig. 47, Taf. XXIII abgebildete quer geschnittene Ei, solche Verteilung schon ganz scharf zeigen.

Die Nährzellen, sowie ihre Kerne, wachsen nicht weiter. Sie sind noch gut zu bemerken bei den Eizellen, wo das Chromatin der Kerne noch gröbere Stücke zeigt, z. B. wie die in den Fig. 23 und 26 der Taf. XXII abgebildeten, vergehen aber gänzlich bei den sich zu Eiern umbildenden Zellen. So sehen wir in der Fig. 33, Taf. XXII ihre Reste, wo schon keine Kerne und selbst nur Spuren des Plasmas zu unterscheiden sind. Nach dem völligen Verschwinden der Nährzellen hört das Ei auf zu wachsen. Es schiebt dann die Nährzellenreste auseinander und sucht sich den Weg durch das Lumen des Follikelstieles (Fig. 20, Fig. XXII, *pd*).

Das ausgewachsene Ei besteht aus einer peripherischen Zone (Fig. 44 und 47, Taf. XXIII, Fig. 24, 27, 30, Taf. XXII) und dem Dotter (dieselben Figuren *dt* und *d.k*).

Die peripherische Zone ist ebenso feinkörnig wie bei *Chirocephalus Josephinae*, erreicht aber eine viel größere Dicke. Sie ist hier etwa 0,015 mm breit, während ihre Breite bei *Chirocephalus Josephinae* nicht über 0,006 mm steigt.

Auch die Dotterkörnchen sind viel größer als die des Dotters von *Chirocephalus Josephinae*. Bei *Lepidurus productus* haben dieselben einen Durchmesser von etwa 0,002 mm, während die des *Chirocephalus* einen 0,0012 mm langen Durchmesser besitzen. Die Keimbläschen wachsen deutlich aus, und man findet im reifen Ei Keimbläschen, welche eine Länge von 0,04 mm besitzen (Taf. XXIII, Fig. 47) gegen die Dimensionen von zwischen 0,015 und 0,027 mm bei den Eizellen.

Die Strichgrenze zwischen der peripherischen Zone und dem Eidotter ist manchmal auch bei *Lepidurus* sehr klar zu sehen (Taf. XXII, Fig. 30 *gr.st*).

Ich hatte keine Gelegenheit dieselben Strukturen bei *Apus cancriformis* zu untersuchen, glaube aber, nach einigen nicht gut genug konservierten Exemplaren, welche mir zur Untersuchung dienten, daß hier der Prozeß der Eibildung und der Eiernährung in derselben Weise vorkommt wie bei *Lepidurus productus*.

Es scheint, daß bei den zweischaligen Phyllopoden, wie *Estheria*, *Leptestheria*, *Limnetis* und *Limnadia*, die Bildung und die Nahrungsaufnahme der Eizelle auf dieselbe Weise erfolgt, wie bei *Lepidurus*.

Die *Limnadia* nach NOWIKOFF (88), die *Leptestheria*, die *Estheria tetracera* (Taf. XXIII, Fig. 48) und die *Limnetis brachyurus* (Taf. XXIII, Fig. 41) besitzen ganz solche Follikel, wie wir sie bei *Lepidurus* gesehen haben. Die Unterschiede sind nicht wichtig genug, außer in einem Punkte. Er besteht darin, daß man bei diesen Phyllopoden keinen Unterschied zwischen der Kernstruktur der Eizellen und Nährzellen findet. Sowohl NOWIKOFF (88) bei *Limnadia*, wie ich bei *Leptestheria*, *Estheria* und *Limnetis* konnten diesen Unterschied nicht beobachten, die Kerne der Eizellen und die der Nährzellen sind identisch sowohl bei *Estheria tetracera* (Taf. XXIII, Fig. 48 *ox* und *nx*) als bei *Limnetis brachyurus* (Taf. XXIII, Fig. 41 *ox* und *nx*).

Die Follikel von *Limnetis* sind etwas anders gebaut als die von *Apus*, *Lepidurus*, *Estheria* und *Limnadia*. Hier liegen nämlich die drei Nährzellen nicht alle unmittelbar unter dem unteren proximalen Ende der Eizelle, sondern folgen hintereinander, so daß der Eizelle nur eine Nährzelle anliegt (Taf. XXIII, Fig. 41 *nx*). Es war daher sehr schwer zu erkennen, wie viel Nährzellen der Eizelle entsprechen, und ich glaube, daß hier die Zahl oft schwankt.

Außerdem finden wir bei *Limnetis* manchmal etwas, was an den Zerfall der Nahrungselemente bei *Streptocephalus* und Ostracoden erinnert.

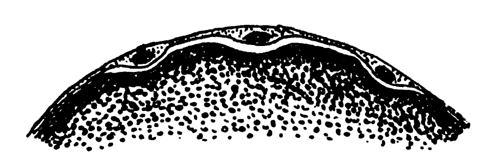
Ich fand nämlich vielmals zwischen den anwachsenden Eizellen sich lebhaft färbende Kugeln und Klumpen (Taf. XXIV, Fig. 65 *nx*), und in der Nähe dieser Klumpen und Kugeln fand man immer Zellenreste. Hier ist nicht an Secret von Drüsenzellen zu denken, wie es NOWIKOFF (88) für *Limnadia* behauptet, denn bei den geschlechtsreifen *Limnetis* findet man keine Oviduct- oder Pedunkelepithelzellen, deren Bau an den bei *Limnadia* erinnert.

Bei den zum Eiwerden fertigen Eizellen sieht man auch scharf die peripherische Zone, sowie den centralen Dotter (Taf. XXIII, Fig. 40), welcher bei den vollständig reifen Eiern ziemlich große Dotterkörnchen zeigt von einem etwa 0,0015 mm langen Durchmesser, was bei der winzigen Größe der *Limnetis*-Eier als groß zu bezeichnen ist.

Es muß hier noch eine Tatsache erwähnt werden. Bei *Chirocephalus carnuntanus* habe ich manchmal an Schnitten gesehen, wie die Zellen des Follikelepithels sehr aufgetrieben und in die Eimasse eingepreßt erschienen (Textfig. 2). An der Oberfläche des Eies sah man dann Einsenkungen, welche gerade den eingestülpten Epithelzellen entsprachen, und die peripherische Zone des Eies war in diesem Falle viel dunkler als der ganze Dotter gefärbt. Ich möchte hier noch eine Art Nahrungsaufnahme vermuten, nämlich eine Nahrungszufuhr durch die das Ei bekleidenden Zellen, wie es bei einigen Crustaceen schon beschrieben ist.

So finden wir bei den Phyllopoden drei Arten von Eiernährung:

1) Die Nahrungsaufnahme mittels der Nährzellen, wie wir es bei den Eizellen von *Chirocephalus Josephinae*, bei den Eizellen von *Apus*, *Lepidurus*, *Estheria*, *Leptestheria*, *Limnadia*, *Limnetis* und vielleicht von *Chirocephalus carnuntanus* finden. Hier dient die Nährzelle als ein Apparat, welcher durch die Tätigkeit seines enorm großen Kernes, zur Einnahme der Nahrungssubstanzen aus den Körperflüssigkeiten dient, indem dieser Apparat die Flüssigkeiten in eine Art Kernsubstanz, verwandelt, welche sich sehr lebhaft färbt und damit eine erhöhte chemische Tätigkeit aufweist. Später werden diese Substanzen wieder flüssig und werden in dieser Form vom Ei absorbiert. Diese Nahrungsform scheint weit verbreitet zu sein; die Fähigkeit die Nährsubstanzen dem Ei zuzuführen ist vielleicht nicht nur den Nährzellen, sondern auch den Follikelepithelzellen eigen (*Chirocephalus carnuntanus*) (Textfig. 2).



Textfig. 2.
Schnitt eines Eifollikels von *Chirocephalus carnuntanus*. Vergr. 350/1.

2) Die zweite Form der Nahrungsaufnahme, welche so gut bei den Cypriden von WOLTERECK (82) beschrieben ist, und welche wir ungefähr in derselben Form beim *Streptocephalus auritus* gefunden haben, steht der ersten Form sehr nahe. Hier werden die Nährsub-

stanzen auch in den Zellkern ausfüllende, sich lebhaft färbende Substanz übergeführt, aber hier wird die Nahrungssubstanz nicht mittels der der Eizelle oder dem Ei dicht anliegenden Nährzellen aufgenommen, sondern wird der ganze chemische Prozeß außerhalb der Zelle, im Innern der Eierstockshöhle durchgemacht. Auch hier zerfällt schließlich die den Kern und die ganze Eizelle erfüllende Substanz in kleinere Stücke und Bröckel, welche sich lösen und von den Eiern absorbiert werden.

3) Endlich haben wir bei den vollkommen reifen Eiern von *Chirocephalus Josephinae* eine typische phagocytäre Nahrungsaufnahme, indem das Ei einzelne, oder selbst Gruppen von Zellen auffrißt.

Jetzt wollen wir sehen, ob wir etwas Ähnliches bei andern Crustaceengruppen finden.

Die Nahrungsaufnahme der Cladoceren ist schon seit lange bekannt, und wir wissen gut durch die Untersuchungen von WEISMANN 28, 30) und HÄCKER (66, 90), daß hier die Nahrungsaufnahme in naher Beziehung zur Entwicklungsart steht. So wissen wir, daß bei Daphnien und Moinen die Zahl der vom Ei verbrauchten Nährzellen eine verschiedene ist, je nachdem wir es mit dem sich leichter entwickelnden Sommerei oder mit dem Winterei zu tun haben. W. OSTWALD (89) war imstande durch Temperaturänderungen diese Nahrungsaufnahme auf die eine oder auf die andre Art hervorzurufen. Obgleich der Prozeß der Eiernährung und der Eibildung bei den Cladoceren nicht immer dem der andern Phyllopoden entspricht, obgleich man bei den Daphnien nicht, wie man es an unsrer Fig. 71 der Taf. XXIV sieht, von dem Verschlucken einer schwächeren Nährzelle durch eine größere Eizelle, sondern von dem Zusammenfließen zweier äquivalenter Zellen sprechen muß, bleibt doch der Zweck dieser Vorgänge immer derselbe, dem künftigen Ei viel Bildungs- und Nährmaterial zu liefern.

Bei den Daphniden spricht man seit WEISMANNS klassischen Untersuchungen (28, 30) von zwei Nahrungsaufnahmearten. WEISMANN selbst nennt die zu diesen zwei Arten Nahrungsaufnahme dienenden Zellen primäre und sekundäre Nährzellen. Die ersten werden direkt resorbiert, und so entsprechen sie den Nährzellen der schalentragenden Phyllopoden und den Nährzellen, welche bei *Chirocephalus Josephinae* den Eizellen Nahrung zuführen, die zweiten korrespondieren den Nährzellen von *Streptocephalus auritus*, indem bei ihnen, wie beim letzten, »die gesamte Protoplasmamasse der betreffenden Nährgruppen sich zerteilt und die Teilstücke (sekundäre Nährballen)

sich einzeln auflösen«[1]. Die letzte Art der Nahrungsaufnahme ist nach WEISMANN (30) nur den Wintereiern eigen, während die primäre Form bei der Bildung von Sommereiern beobachtet wird.

Ich kann nicht behaupten, daß bei *Streptocephalus auritus* auch die primäre Nahrungsaufnahme existiert, da ich das Leben dieses Tieres nicht genau genug kenne, was aber den *Chirocephalus Josephinae* betrifft, so kann ich behaupten, daß hier, außer den von mir beschriebenen Nahrungsaufnahmearten keine andern vorhanden waren, da ich imstande war die Tiere in verschiedenen Lenzperioden beobachten zu können.

HÄCKER (62, 66, 90) und SAMTER (83) fügen nicht vieles dem, was von WEISMANN über die Nahrungsaufnahme der Cladoceren geschrieben war, zu, und so können wir sagen, daß die Cladoceren in dieser Hinsicht, wie auch in ihrer gesamten Organisation den übrigen Phyllopoden sehr nahe stehen.

Ich hatte keine Gelegenheit, Phyllopoden zu untersuchen, welche verschiedene Fortpflanzungsarten besitzen. Solche Formen findet man unter den Artemien; aber obgleich in Rußland eine Unmasse von Artemien vorkommen, pflanzen sie sich alle doch nur auf eine Art fort.

Anders steht die Sache mit den Artemien im südlichen Europa, wo man im Winter nur schlechteres Wetter, aber keine Fröste und keinen Schnee kennt. So wissen wir schon von JOLY (3), daß man in Südfrankreich in den Wintermonaten lebendig gebärende Artemien findet, während die Sommerformen alle ovipar sind. Diese interessante Tatsache war vor kurzem von ARTOM (87) für die Salinen aus der Umgebung von Cagliari auf der Insel Sardinien bestätigt. Es wäre sehr wichtig, wenn die Forscher sich die Mühe gegeben hätten die Frage über die Eibildung in beiden Fällen genau zu untersuchen. Was die von mir untersuchten russischen Artemien betrifft, so wies ihre Ernährung sehr viel Ähnliches mit der von *Streptocephalus* auf. Es ist interessant, daß der *Streptocephalus auritus* vielleicht auch als ein lebendig gebärendes Tier anzusehen ist. Ich habe in seinen Eisäcken öfters Eier mit vollständig ausgebildeten Nauplien gesehen, was man z. B. auf der Fig. 58 der Taf. XXIV sehen kann. Außer bei Cladoceren und Phyllopoden findet man Spuren der Nahrungsaufnahme der Eizellen auch bei einigen andern Crustaceengruppen.

---

[1] 30, S. 167.



Ich habe bereits früher erörtert, daß schon E. VAN BENEDEN und BESSELS (18) die Fähigkeit der phagocytären Nahrungsaufnahme bei Lernaeiden gesehen haben, bei GIESBRECHT (37) findet man die Angabe, daß man bei den Notodelphyiden bemerkt, daß »auch die beiden nächst[1] anliegenden Zellen und auch noch mehrere der folgenden einige wenige Dotterkörnchen einzuschließen pflegen«. Auch LIST (50) berichtet bei den Gastrodelphyiden über die im Eierstock sich befindenden Zellen, welche »die Dottermassen wahrscheinlich auf dem Wege der Diffusion durch die Oviductwandung aufnehmen«. Auch ein älterer Forscher, L. KERSCHNER (32), spricht über die die Eizellen umlagernden Zellen, deren Rolle er aber nicht erklärt.

Wir sahen schon die von WOLTERECK (82) gut geschilderten Vorgänge bei den Ostracoden, können noch hinzufügen, daß auch CLAUS (61) bei den Ostracoden die wahren Eizellen, »welche sogleich an dem hellen Keimbläschen kenntlich sind, dessen Centrum von einem großen, aus Chromatinkörnern zusammengesetzten rundlich-eckigen Nucleolus eingenommen wird«, beschrieben hat, außerdem »finden sich hier und da kleinere Zellen mit granuliertem, an Nucleolus-substanz reichem Kerne und spärlicher Plasmahülle«[2]. Hier weicht CLAUS von seinen früheren Ansichten ab, indem er die Zellen nicht nur einfach »abortive Zellen« nennt, sondern behauptet, daß sie zu »Dotterbildungszellen werden, deren Plasma zugunsten dieser aufgebraucht und als Dottermaterial verwendet wird«.

Auch für die höheren Crustaceen finden wir Angaben über die Nahrungsaufnahme der Eizellen und Eier. So beschreibt ISHIKAWA (39) bei *Athyephira compressa* de Haan vacuolenartige Räume zwischen den Geweben der Ovarienwand, wo er dotterähnliche Elemente fand, welche als Nahrung dem Eie zugeführt werden sollen, HERRICK (54) beschreibt bei dem amerikanischen Hummer ein drüsenartiges Organ, welches vielleicht eine rudimentäre Dotterdrüse vorstellt, und BUMPUS (52) zeichnet bei demselben Tiere ein Ei-zusammenfließen, welches sehr an das Verschlingen einer Eizelle von einer andern erinnert, endlich zeichnet BUTSCHINSKY (69) bei *Gebia* ein wahres Verschlucken der Nährzellen durch die Eizellen und gibt eine vollständige Beschreibung dieses Prozesses.

So sehen wir, daß die Nahrungsaufnahme durch die Eier und die Eizellen eine bei vielen Crustaceen beobachtete Erscheinung ist, aber nirgends ist sie so gut ausgesprochen wie bei den Phyllopoden,

---

[1] 37, S. 332. [2] 61, S. 166—167 (20—21).

den ihnen verwandten Cladoceren und den in denselben Verhältnissen lebenden Ostracoden.

Welches sind wohl die Umstände, die die Häufigkeit dieser Eiernährungserscheinungen bei den Phyllopoden, Cladoceren und Ostracoden hervorrufen?

Es sind ohne Zweifel die eigentümlichen Lebensbedingungen.

Alle diese Tiere führen ein kurzes Leben, sind aber schon so hoch entwickelt, daß sie zur vollen Differenzierung viele Arbeit des Organismus brauchen, die in möglichst kurzer Zeit ausgeführt sein soll. Das ist auch die Ursache, warum diese Tiere im Eistadium nicht zu lange verweilen, sondern nach der Eiablage rasch zur Entwicklung kommen. Wir sehen z. B. an unsrer Fig. 14, Taf. XXI ein eben in die Eitasche eingetretenes Ei von *Chirocephalus Josephinae*, welches noch von keinen Hüllen bedeckt ist, aber schon zur Entwicklung kommt und die erste Kernspindel zeigt. Weiter sehen wir schon mit den Eihüllen bedeckte Eier von *Chirocephalus Josephinae* (Taf. XXI, Fig. 15, 16), *Chirocephalus diaphanus* (Taf. XXIII, Fig. 39) und *Branchipodopsis affinis* (Taf. XXIV, Fig. 61), wo das Ei zum Blastulastadium gekommen ist, und in diesem, vielleicht auch in mehr vorgeschrittenem Stadium den Winter verweilt. Bei *Streptocephalus auritus* (Taf. XXIV, Fig. 58) sieht man im Inneren der Eihüllen schon gut ausgebildete Nauplius-Larven, warum man bei diesem Tiere vielleicht von Viviparität sprechen darf.

Um die Entwicklung möglichst rasch zu vollenden, was, wie wir bei *Limnetis brachyurus* gesehen haben, doch nicht immer gelingt, haben die Tiere den Eiern viel plastisches Nahrungsmaterial zu liefern. Das ist die Hauptursache, warum wir bei diesen Tieren so häufige und so mannigfaltige Beispiele der Eiernährung finden.

Es wäre sehr interessant vergleichende Untersuchungen zu machen über die Menge des von den Eiern verbrauchten Nahrungsmaterials und die Lebensumstände, d. i. die Temperatur-Nahrungsabondanz und viele andre Umstände. Wir wissen, daß OSTWALD (89) zu solchen Experimenten schon gekommen ist; wir können hinzufügen, daß man vielleicht auch in der Natur ähnliche Verhältnisse findet. Man beobachtet immer Schwankungen in der Zeit des Auftretens der Wintergenerationen bei Aphiden, Cocciden, Cladoceren, Rotatorien, und durch die Liebenswürdigkeit meines Schülers, Freundes und Assistenten, Herrn Privatdozent BOGOIAVLENSKY, welcher die Pamiren dreimal besucht hat, und da von der Zeit des Seeauftauens bis zum Erscheinen der neuen Eisdecke verweilte, weiß ich, daß in dieser

rauhen Gegend die Cladoceren keine Sommereier besitzen, sondern sich nur durch Wintereier vermehren.

3. Der Bau und die Entstehung der Eihüllen bei den Phyllopoden.

Die Frage nach der Entstehung der Eihüllen bei den Crustaceen war in den 70iger und 80iger Jahren des verflossenen XIX. Jahrhunderts besonders eifrig diskutiert. Jetzt hat diese Frage ihre Schärfe verloren, und wenn ich sie von neuem aufhebe, so ist es gar nicht, um die alten Diskussionen zu erneuern, sondern um zu zeigen, wie ganz eigentümlich gebaute Eihüllen, deren Bau mit dem Schicksal des Eies fest verknüpft ist, bei den einen und den andern Arten auf ganz verschiedene Weise entstehen, obgleich sie einen sehr ähnlichen, fast identischen Bau zeigen.

Hier fange ich wieder mit der Beschreibung vom Entstehen der Eihüllen bei *Chirocephalus Josephinae* Grube an, da hier die Hüllen ziemlich kompliziert gebaut sind, und da ich bei diesen Tieren das beste Material zum Untersuchen hatte.

Bei diesem Tiere kann man zwei Arten Hüllen unterscheiden — eine primäre, und die andre, welche man nicht mit KORSCHELT als sekundäre, sondern als tertiäre Hülle bezeichnen muß.

Ich nenne primäre Hüllen die Hüllen, welche vom Ei selbst ausgeschieden sind, jene Hüllen, welche die Autoren meistenteils Dotterhaut oder Dotterhülle nennen, teils auch, im Vergleich mit der Zelle, als Membrana propria bezeichnen.

Unter dem Namen sekundäre Hüllen verstehe ich Hüllen, welche nicht vom Ei selbst, doch noch immer im Eierstock oder im Eileiter gebildet werden. So fasse ich das Chorion der Insekten und einiger Fische als sekundäre Hüllen auf.

Endlich unter den tertiären Hüllen verstehe ich Hüllen, welche außerhalb vom Eierstock und Eileiter gebildet sind. Sie werden meistenteils von verschiedenen dazu speziell dienenden Organen oder Zellgruppen gebildet.

Was die Hüllen betrifft, welche, wie die Kokons bei Oligochäten, Hirudineen, Dinophilen usw. zahlreiche Eier einschließen und außerhalb der Genitalorgane gebildet werden, so sollen sie schon nicht als Eihüllen angesehen werden, sondern als spezielle Gebilde sui generis.

Also in diesem Sinne des Wortes haben die Eier von *Chirocephalus Josephinae* zwei Arten von Hüllen — primäre und tertiäre; und ebenso, glaube ich, die andern Branchipoden.

Die Dotterhaut oder primäre Hülle ist sehr fein und sehr schwer

zu sehen. Man sieht sie nur an den eben aus dem Eileiter ausgetretenen Eiern, bevor sie noch vom speziellen Drüsensecret bekleidet werden. Sie ist aber so fein, daß es unmöglich ist sie bei den mittelstarken Vergrößerungen zu photographieren.

Stellenweise liegt sie dem Dotter so dicht an, daß man sie kaum messen kann, stellenweise aber erhebt sie sich vom Dotter und bildet Risse oder Falten, und dann ist sie gut zu unterscheiden.

Es gelang mir ein Ei zu treffen, wo man nur kleinste Spuren der tertiären Hülle auf der primären bemerken konnte. Es ist der in der Fig. 14 der Taf. XXI abgebildete Schnitt, auf welchem man sehr gut die etwas von dem schon aufgelagerten Drüsensecret verstärkte primäre Hülle (Taf. XXI, Fig. 14 *ph*) mit ihren Falten und Rissen unterscheidet. Man sieht auf demselben Schnitte, daß hier das Ei noch im Anfang der Entwicklung getroffen ist, da hier der Segmentationskern nur in der zweiten Phase der Caryokinese sich befindet (*ks*). Man kann daraus, sowie aus den Beobachtungen an andern Tieren schließen, daß die primäre Eihülle eine wahre Dotterhaut ist und vom Dotter noch vor dem Beginn der Segmentation gebildet wird, und nicht als eine Blastodermhaut im Sinne E. van Benedens (15—17) erscheint.

Auf diese Eihülle wird von den Eischalendrüsen eine dicke und eigentümliche tertiäre Eihülle abgelagert.

Sie wird gebildet durch die Entleerung der Produkte von vier seit lange bekannten, schon von v. Siebold (21) und von Buchholz (11) gut beschriebenen und von Claus (40) sehr umständlich untersuchten Eischalendrüsen.

Diese Drüsen, von denen man, wie es schon ältere Verfasser beschrieben haben, zwei Paare unterscheidet (Taf. XXI, Fig. 5 *dr.g*), sind in vielem den von O. Nebesky (36) bei Orchestien untersuchten Körperdrüsen ähnlich.

Sie bestehen fast immer aus zwei in einen gemeinsamen Gang ausmündenden Drüsenzellen (Taf. XXI, Fig. 11). Bei *Chirocephalus Josephinae* stehen die Zellen viel inniger zusammen als bei *Branchipus Grubei*, und der gemeinsame Ausmündungskanal dringt bis zum Niveau der beiden Zellen, wo er in zwei, manchmal aber auch in vier kleinere Kanälchen zerfällt (Taf. XXI, Fig. 11 *dxg*). Bis dahin haben die Kanälchen eine innere, sehr feine cuticulaähnliche Auskleidung, welche wahrscheinlich, wie bei *Orchestia* nach Nebesky (36) aus Chitin besteht. Weiter aber scheinen mir die feineren Ästchen, welche man in den Zellen bemerkt, von ganz anderm Bau zu

sein. An den Photographien erscheinen diese Ästchen als feinste, helle Kanälchen, welche, das ganze Protoplasma durchziehend, bis zum Kern und der Zelloberfläche reichen. Es sind helle Räumchen zwischen den Protoplasmapartikeln, in denen sich die Zellausscheidungen sammeln, und von wo sie in die größeren Kanäle ausfließen.

Die Kerne dieser Zellen sind sehr groß, nierenförmig und von einer sich nicht so lebhaft, wie z. B. beim *Streptocephalus auritus* (Taf. XXIII, Fig. 50) färbenden, grobkörnigen Substanz gebildet.

Die Zellen münden, wie es schon CLAUS (40) gezeigt hat, in große Kanäle aus, deren Wände denselben Bau wie der Eiersack zeigen und die als Derivate des letzteren anzusehen sind.

An der fertigen Eihülle sieht man die primäre Hülle nur mit Mühe. Sie ist viel besser bei andern Phyllopoden zu sehen.

Bei *Chirocephalus Josephinae* erscheint sie an Schnitten, welche nicht die Mitte der Eier treffen, sondern näher an einem der Pole des Eies liegen. Dann ist die Hülle nicht quer, sondern etwas schief durchgeschnitten, und dann sieht man die primäre Hülle als einen stark lichtbrechenden Streifen, welcher bei gewisser Beleuchtung ganz dunkel erscheint und eine sehr kleine, fast unmeßbare Breite besitzt (Taf. XXI, Fig. 8 *ph*).

Was die übrigen Teile der Eihülle betrifft, so sind sie je nach der Behandlung des Objektes von ganz verschiedenem Aussehen. Am besten werden sie bei Behandlung mit FLEMMINGS Gemisch oder mit Sublimat gesehen.

Es sind drei Schichten, welche wir innere (Taf. XXI, Fig. 8, 10, 15, 16 *is*), mittlere (Fig. 8 und 16 *ms*) und äußere (Fig. 8, 10, 15 und 16 *as*) nennen.

Die innere und äußere Schicht sind ganz strukturlos oder zeigen sparsam zerstreute gröbere Körnchen in einer strukturlosen Masse, was die mittlere Schicht betrifft, so ist sie aus feinster Körnchenmasse gebaut.

Die drei Schichten sind nicht bei jeder Behandlung zu unterscheiden. So wird die mittlere Schicht bei stark kontrahierenden Behandlungen so zusammengezogen, daß man sie gar nicht sieht. Das sieht man z. B. an unsern Fig. 10 und 15 der Taf. XXI; auf der Fig. 10 ist ein Schnitt abgebildet, welcher mit starker alkoholischer Sublimatlösung nach APÁTHY fixiert und dann mit EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINS Dreifarbengemisch tingiert war, und auf der Fig. 15 ein Schnitt, welcher mit ZENKERS Sublimat fixiert, aber mit

HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin gefärbt war, wo durch Eisenalaun die Gewebe sehr stark geschrumpft sind.

Die innere Schicht liegt sehr eng der primären Hülle an, ihr liegt auch ziemlich fest die mittlere Schicht an. Was aber die äußere Schicht betrifft, so hat sie die Fähigkeit sich von der mittleren Schicht abzuspalten und dann, wie man es auf der Fig. 10 der Taf. XXI sieht, eine Spalte, welche um das Ei sich erstreckt, zu bilden.

Die äußere Schicht bildet viele sich blasenartig auftreibende Höhlen, welche dem Ei ein zierliches Aussehen geben. Die äußere Wandung dieser Blasen wird von sehr feinen Poren (Taf. XXI, Fig. 8, 10, 15, 16 *hp*) bedeckt. Ich glaube, daß die Poren dazu bestimmt sind, der Luft Eintritt in die blasenartigen Kammern zu erlauben, was bei dem Aufschwimmen der Eier in den schmelzenden Frühjahrsgewässern sehr wichtig erscheint.

Die Poren sind sehr fein, und da das Ei an seiner Oberfläche mit einer feinsten, ölartigen Schicht bedeckt ist, so geht die Luft aus den Blasen nicht heraus, und das Ei schwimmt ungehindert auf der Wasseroberfläche.

Die äußersten Teile der äußeren Schicht sind viel fester als die andern Teile der Eihülle, und öfters bricht diese Schicht beim Schneiden in kleine Stückchen. Die Oberfläche ist auch dunkelbraun gefärbt, während die andern Teile der Eischale blaßbraun, gelb, oder selbst nur blaßgelb gefärbt erscheinen.

Die Schale des *Chirocephalus diaphanus* Pr. ist viel zierlicher als die des *Chirocephalus Josephinae* gebaut.

Ich hatte keine zahlreichen Stadien der Eihüllenentwicklung dieser Art und kann nicht genau genug die Existenz der primären Eihülle bestätigen, doch bin ich sicher, daß sich die Sache hier ganz ebenso wie bei *Chirocephalus Josephinae* verhält.

Man sieht ebensolche Eihüllendrüsen, die ganz auf dieselbe Art in die Gänge einmünden, wie bei *Chirocephalus Josephinae*. Einige Details sind sogar bei *Chirocephalus diaphanus*, obgleich dessen Exemplare ungenügend fixiert waren, besser als bei *Chirocephalus Josephinae* ausgeprägt. So habe ich die Kerne von der die einzelnen Drüsenzellengänge auskleidenden Matrix der Chitinwand bei *Chirocephalus Josephinae* nur mit Mühe gesehen, während bei *Chirocephalus diaphanus* diese Schicht sehr deutlich zu sehen ist und deren Kerne sehr groß und intensiv tingiert erscheinen. Die älteren Verfasser, wie BUCHHOLZ (11), CLAUS (40) und andre beschreiben an der Wand eines einzelnen Zellenganges nur einen Kern, während

man bei *Chirocephalus diaphanus* deren zwei und manchmal selbst drei sieht, so daß hier die Drüsenzellengänge, welche bei dieser Art besonders stark entwickelt sind, von zwei oder drei Matrixzellen bekleidet sind.

Die fertige Eihülle ist sehr zierlich gebaut und besteht auch aus drei Hüllenschichten (Taf. XXIII, Fig. 39). Die Eiform ist nicht ganz sphärisch, sondern immer etwas gepreßt, so daß man am Längsschnitte (Taf. XXIII, Fig. 39) einen ellipsoidalen Umriß sieht, während der der Querschnitte eine kreisrunde Form darstellt.

Die äußere Oberfläche ist von kleinsten, niedrigen, konischen Auswüchsen bedeckt, ganz so, wie es A. BRAUER von *Branchipus Grubei* (59) schildert (A. BRAUERS Taf. III, Fig. 116 und 121). Die Gipfel der konischen Auswüchse verlängern sich in feine, sehr scharfe, aber auch sehr kurze Nädelchen ganz ebenso, wie es BRAUER für *Branchipus Grubei* zeichnet. Aber der übrige Bau der Eihülle ist von dem von *Branchipus Grubei* ganz verschieden. Bei *Branchipus Grubei* zeichnet BRAUER die konischen Auswüchse von Poren durchzogen, was für das Ei, welches auf den Grund des Wasserbassins fällt, von großer Wichtigkeit erscheint, weil es ihm hilft beim Aufschwimmen durch die Poren Luft zu bekommen.

Die äußere Schicht der Eihülle bei *Chirocephalus diaphanus* stellt eine feste, aber sehr elastische Haut dar (Taf. XXIII, Fig. 39 *as*), welche an ihrer inneren Oberfläche nach innen feine, radial verlaufende Auswüchse sendet. Die letzten verzweigen sich an dem inneren Ende in zwei ebenso dünne Auswüchse. Die Auswüchse von zwei benachbarten radialen Lamellen treffen zusammen, wie die Lamellen, welche den Grund von Bienenzellen bilden, und so entsteht unter der äußeren Eihaut eine regelmäßig gebaute Schicht, welche sehr an die Honigscheibe erinnert. Die unter dieser Schicht sich befindende mittlere Schicht (Taf. XXIII, Fig. 39 *ms*), welche wie bei *Chirocephalus Josephinae* feinkörnig gebaut erscheint, ist an ihrer äußeren Oberfläche mit einer großen Zahl von Aushöhlungen bekleidet, welche aber nicht so regelmäßige bienenzellenähnliche Höhlen darstellen, wie die der äußeren Schicht.

Was die innere Schicht betrifft, so zeigt diese dasselbe Verhalten wie die äußere, ist ziemlich dick, stark elastisch und, wie die äußere Schicht, tief braun gefärbt.

An einigen Schnitten, besonders an den Stellen, wo der Dotter oder die aus demselben entwickelte Blastula (Taf. XXIII, Fig. 39 *p.h*)

sich von der Eihülle abhebt, sieht man auch die Spuren der primären Eihülle.

Ich kenne nicht die Lebensweise von *Chirocephalus diaphanus*. Doch durch PREVOST (1) wissen wir, daß das Tier in den Frühlingsgewässern vorkommt, und sein Ei auch auf der Oberfläche des Wassers zu schwimmen bestimmt ist. Hier aber dringt die Luft nicht durch die Poren, wie bei *Chirocephalus Josephinae*, sondern füllt die bienenzellenartigen Aushöhlungen, was genügt, um dem sich entwickelnden Embryo Luft zu bringen und das Ei auf der Wasseroberfläche schwimmen zu lassen. Was für Ursachen aber bei einer Art das Lufteindringen unmittelbar durch die Poren, bei der andern durch die Eihülle hervorrufen, kann ich nicht sagen, glaube aber, daß hier vielleicht die ölartige Decke des Eies von *Chirocephalus Josephinae* eine gewisse Rolle spielt, indem sie das Luftausdringen durch die Eihülle hindert.

Die Dimensionen, sowohl der Eihülle im ganzen, als ihrer einzelnen Teile und Schichten sind bei den zwei Arten ganz verschieden. So messen die innere Schicht bei *Chirocephalus Josephinae* 0,0014 mm (bei den mit FLEMMINGS Flüssigkeit fixierten Exemplaren), bei *Chirocephalus diaphanus* 0,002 mm, die mittlere Schicht 0,0025 und 0,0015 mm, die äußere Schicht samt der Höhlenzone 0,027 und 0,0145 mm.

Bei *Streptocephalus auritus* werden die Hüllen ganz auf dieselbe Weise wie bei den Chirocephalen gebildet. Auch hier finden wir Zweizellengruppen in den Hüllendrüsen, aber die Zellen sind bei den Streptocephalen etwas anders als bei den Chirocephalen gebaut. Hier zeigen die Kerne eine feinkörnige Struktur und werden von allen Tinktionsmitteln, besonders aber von Hämatoxylin und Hämalaun so lebhaft gefärbt, daß man ihre Struktur nur mit Mühe unterscheidet (Taf. XXIII, Fig. 50). Man sieht sie besser an den Karminpräparaten (Taf. XXIV, Fig. 72), aber die letzten, wie bekannt, werden viel schlechter photographiert als die mit Hämatoxylin gefärbten. Die Zelle selbst hat einen eigentümlichen Bau. Ihr Plasma schließt viele stark lichtbrechende, etwas grünlich gelb gefärbte, sehr kleine Körnchen ein (Taf. XXIII, Fig. 50), welche so zahlreich sind, daß sie die feinsten, das Plasma durchziehenden Kanälchen zu unterscheiden stören. Sie haben einen Durchmesser, welcher etwa 0,0008 mm mißt, und treiben die Zellen so auseinander, daß man öfters ihre Grenzen nicht unterscheidet, und es scheint, als ob wir es hier mit einer zweikernigen Zelle zu

tun hätten (Taf. XXIII, Fig. 50), doch sind in andern Fällen die Grenzen zwischen den benachbarten Zellen gut zu unterscheiden (Taf. XXIV, Fig. 79).

Der nach außen gewendete Umfang der Kerne, welcher oft der Zellenwand anliegt (Taf. XXIII, Fig. 50), erscheint gleichmäßig gewölbt, anders steht es mit dem inneren. Hier sind die Kerne oft mit gut ausgesprochenen, tiefen Einbuchtungen bedeckt, und diese Einbuchtungen teilen das Zellplasma in gewisse Abteilungen ein (Taf. XXIV, Fig. 72).

Bei stärkeren Vergrößerungen unterscheidet man in diesen Abteilungen Gruppen, sozusagen Bündelchen von feinsten Zellkanälchen, durch welche das Zellsecret in die Ausführkanälchen tritt. Wir haben hier ein Beispiel des Regulierens der Ausscheidungstätigkeit der Drüsenzelle durch den Kern, welche so weit geht, daß es sich selbst in den morphologischen Verhältnissen äußert.

Bei *Streptocephalus auritus* tritt das Ei in den Eisack nur von einer feinsten primären Eihülle bedeckt (Taf. XXIV, Fig. 59 *ph*). Im Eisack trifft das Ei sehr viele Zellausscheidungsprodukte, welche nicht nur von den Drüsenzellen (Taf. XXIV, Fig. 59 und 60 *dzh*), sondern auch von den die Sackwand (Taf. XXIV, Fig. 59 und 60 *esw*) bekleidenden Epithelzellen (*eswe*) abgesondert werden. Überhaupt erscheint der *Streptocephalus auritus* als ein Krustentier, welches reich an Drüsenorganen ist. So sind auch in den Eileiteraussackungen (Taf. XXIV, Fig. 60 *od'*) viel geronnene Stoffe, und an der Körperoberfläche und an den Extremitäten usw. kann man viele Drüsenzellen unterscheiden.

Die fertige Eihülle zeigt drei Schichten, nur sind dieselben etwas anders gebaut als wir es bei den Chirocephalen gesehen haben.

Die äußere Schicht ist sehr scharf abgegrenzt. Sie ist hellgelb, sehr elastisch, strukturlos, stark lichtbrechend, so daß sie unter dem Mikroskop einen Glanz zeigt, welchen man selbst an den Photographien wahrnehmen kann (Taf. XXIV, Fig. 58 und 73 *as*). Auch die innere Schicht ist scharf abgegrenzt, stark lichtbrechend und gelblich gefärbt (Taf. XXIV, Fig. 58 und 73 *is*); man unterscheidet unter ihr öfters einen dunklen, feinsten Streifen, welcher die primäre Eihülle darstellt (Taf. XXIV, Fig. 73). Was die mittlere Schicht betrifft, die, wie bei den Chirocephalen, feinkörnig erscheint, so ist diese hier am mächtigsten und erstreckt sich von der gut abgegrenzten äußeren Schicht bis zur inneren. Sie ist in feinste radiär angeordnete Kämmerchen (Taf. XXIV, Fig. 57 und 73 *ms*) zerteilt, welche

aber nicht immer gut zu unterscheiden sind. Es scheint, daß die Kämmerchenwände die Fähigkeit besitzen zu schwellen, und bei den jüngeren Eiern (Taf. XXIV, Fig. 73) sind sie deswegen besser zu unterscheiden als bei den älteren (Taf. XXIV, Fig. 58), wo man schon gut geformte Nauplien mit abgeworfener Cuticula (Taf. XXIV, Fig. 58 *nh*) und mit den Cölomsäcken (*coel*), dem Entoderm (*en*) und den Extremitäten (*an*) unterscheiden kann.

Ich kann nichts über die Entstehung der Eihüllen bei *Branchipodopsis affinis* sagen, da die mir zur Untersuchung dienenden Exemplare alle Eier in ähnlichen Entwicklungsstadien einschließen, und ihre Conservation so mangelhaft war, daß die Drüsenzellen gar nicht zu unterscheiden waren (Taf. XXIV, Fig. 66). Aber die Konstruktion der Eier erinnert so sehr an das, was wir bei *Streptocephalus auritus* sehen, daß wir vielleicht Recht haben auch ähnliche Entstehung der Eihüllen vorauszusetzen.

Wenn wir den Schnitt durch das Ei von *Streptocephalus auritus* nochmals ansehen (Taf. XXIV, Fig. 58), so fällt uns die äußere Form des Eies in die Augen. Dieselbe ist nicht kreisrund oder rund und mit Blasen bedeckt, wie wir es bei den Chirocephalen gesehen haben, sondern zeigt eine Tendenz zur Polyedrie. Wir kennen wahre polyedrisch geformte Eier bei den Branchipoden, z. B. bei *Branchipus Grubei*, wie von diesem Spangenberg (26) die Eier zeichnet, oder bei *Branchipus australis* Richters, wie sie Richters (27) schildert. Danach sind die polyedrischen Formen der Eier den Branchipoden eigen.

Bei *Streptocephalus* sind aber die Eier nicht so scharf polyedrisch gebaut, wie wir es bei *Branchipodopsis affinis* finden (Taf. XXIV, Fig. 63). Vielleicht rührt es von dem Umstande, daß die Wandungen von *Branchipodopsis*-Eiern sehr fest und brüchig erscheinen, was feine und gute Schnitte anzufertigen stört.

Ich konnte durch einen Zufall sicher zeigen, daß auch bei *Branchipodopsis affinis* eine primäre und eine tertiäre Eihülle existieren. Auf einer Schnittserie hatte ich einen Eisack getroffen, wo das Secret der Drüsenzellen nicht die Eier umflossen, sondern sich zu kleinen, regulär sphärischen Partikeln gesammelt hatte. Die Partikeln (Taf. XXIV, Fig. 61 *ehp*) waren von annähernd gleicher Größe und ihr Durchmesser etwa 0,02 mm groß. Sie umgaben das Ei, konnten sich aber zur Bildung einer Hülle nicht sammeln. Solche pathologische Erscheinungen sehen wir auch bei den Apodiden, und Nowikoff (88) beschreibt dieselben bei *Limnadia lenticularis*.

Das Ei der *Branchipodopsis* bleibt aber in diesen Fällen nicht ohne Eihülle. Es ist von einer sehr dünnen, aber ganz distinkten primären Eihülle umgeben, welche bei den Eiern, welche sich im Blastulastadium befinden, sehr gut zu unterscheiden ist (Taf. XXIV, Fig. 61 *ph*).

Die Eier von *Branchipodopsis affinis* zeigen auch in manchen andern Details auffallende Eigentümlichkeiten. Schon von den älteren Zoologen, z. B. GRUBE (7), BUCHHOLZ (11), CLAUS (20 u. 40), NITSCHE (25), SPANGENBERG (26) und andern weiß man, daß in den Eiersäcken der Branchipoden nur gewisse Mengen von Eiern sich finden, und daß diese immer von einem und demselben Alter sind. Dasselbe kann man auch bei *Chirocephalus Josephinae*, *Chirocephalus carnuntanus*, *Chirocephalus diaphanus*, *Streptocephalus auritus* konstatieren. Bei den *Chirocephalus diaphanus* z. B. fand ich bei dem Exemplare, von welchem ich Schnitte anfertigte, von denen einer auf der Fig. 39, Taf. XXIII abgebildet ist, nur Blastulastadien, bei dem *Streptocephalus auritus*, dessen Ei auf der Fig. 58 auf Taf. XXIV photographiert ist, enthalten alle Eier fertige Nauplien usw.

Bei dem *Branchipodopsis affinis* finden wir dagegen im Eiersack Eier, welche von der Eihülle bedeckt sind, und solche, welche deren völlig entbehren (Taf. XXIV, Fig. 66 *ei* und *ei'*).

Ich kann keine Erklärung geben, warum eine solche Ausnahme zwischen den Branchipoden zu finden ist, kann aber darauf hinweisen, daß hier die Eier unvergleichlich zahlreicher sind als bei den übrigen Branchipoden. Man findet deren 10—20 Stück im ganzen Eisack des *Chirocephalus Josephinae* oder *Chirocephalus diaphanus*, während man nur auf einem Schnitte von *Branchipodopsis affinis*, welcher auf der Fig. 66 der Taf. XXIV abgebildet ist, deren 28 Stück aufzählen kann! Die Eier sind etwas kleiner als bei *Chirocephalus Josephinae* oder *Streptocephalus auritus*. So hat das Ei des ersten einen 0,25 mm langen Durchmesser, das von *Streptocephalus* einen 0,22 mm langen, und die Länge des Durchmessers von *Branchipodopsis affinis* ist etwa 0,19 mm groß, doch ist dieser Unterschied nicht so groß, daß man mit dessen Hilfe diese Eigentümlichkeiten erklären könnte.

Bei *Branchipodopsis affinis* sehen wir einen aus zwei polsterförmigen Wülsten bestehenden Oviductverschlußapparat (Taf. XXIV, Fig. 66 *o.k*), welcher den Austritt der Eier aus dem Eierstock zu regeln dient und der, wie es viele Autoren zeigen, bei andern

Branchipoden nur mit Mühe geöffnet werden kann. Vielleicht liegt es darin, daß der Apparat selbst, wie auf der Fig. 66 unsrer Taf. XXIV, halb geöffnet erscheint, daß die Eier in den Eiersack bei *Branchipodopsis* leichter als bei den andern Branchipoden eindringen.

Es ist auch zu beachten, daß der Eisack hier äußerlich vom Körper fast gar nicht abgegrenzt erscheint, und daß nur sein hinteres Ende außen vom übrigen Körper zu unterscheiden ist.

Die vollkommen entwickelten und von den Eihüllen bedeckten Eier haben Eihüllen, welche sehr denen von *Streptocephalus auritus* ähnlich sind (Taf. XXIV, Fig. 63). Es ist aber, wie ich schon früher gesagt habe, sehr schwer aus ihnen fein genug geschnittene Schnitte anzufertigen wegen der Härte der Eihüllen. Auch ist es unmöglich an solchen Schnitten die primäre Hülle zu unterscheiden. Aber die äußere, mittlere und innere Schicht der tertiären Eihülle sind hier ebensogut wie bei *Streptocephalus* zu unterscheiden und zeigen einen ganz identischen Bau (Taf. XXIV, Fig. 63 *as*, *ms*, *is*).

Außer diesen Hüllen sind die Eier von *Branchipodopsis affinis* noch von einer sich sehr stark mit Hämatoxylin färbenden Schleimhülle umgeben (Taf. XXIV, Fig. 63 *sl.h*). Ich weiß nicht, ob diese Hülle nur zeitweise die Eier bedeckt, oder auf den mir zur Präpation dienenden zwei Exemplaren zufällig auf den Eiern sich befand, doch sah ich diese Hülle auf allen meinen Präparaten, und zwar berührte sie das Ei nicht regelmäßig auf seiner ganzen Länge, sondern hob sich stellenweise von der Eioberfläche ab, dieselbe nur an den Winkeln des Polyeders berührend. Solche Schleimdecken sind auch bei vielen andern Crustaceen beschrieben.

Bei *Chirocephalus carnuntanus* fand ich keine Weibchen mit von Eiern gefüllten Eiersäcken, kann deswegen über deren Entstehung und Bau nichts mitteilen.

Die Dimensionen der einzelnen Schichten der Eihüllen bei *Streptocephalus auritus* und *Branchipodopsis affinis* sind folgende: äußere Schicht etwa 0,002 und 0,0018 mm, innere Schicht etwa 0,0018 und 0,001 mm, mittlere Schicht etwa 0,03 mm.

Artemia salina hat eine weit weniger kompliziert gebaute Eihülle, als die früher beschriebenen Branchipoden. Diesem Tiere sind keine blasenförmigen Auswüchse, keine Poren, keine bienenzellenähnliche Aushöhlungen eigen. Die Bildung der Eischalen geht aber ganz ähnlich mit dem, was wir bei den übrigen Branchipoden gesehen haben, vor.

Bei dem Weibchen bemerken wir einen Eisack, welcher schon

von JOLY (3) gut beschrieben war, den *Branchipus* sehr ähnliche Eihüllendrüsen, welche JOLY für die Eierstöcke gehalten hat und welche von v. SIEBOLD (21) und CLAUS sehr gut untersucht sind (40).

Ich hatte keine Gelegenheit, die Bildung der Schale bei der *Artemia* zu beobachten. Die von mir aus Eiern gezüchteten Exemplare kamen zur vollen Reife, und die Endabschnitte der Eileiter waren von den Eiern ganz verstopft. Die Eier schienen durch die transparente Körpermasse des Tieres als milchweiße, etwas gelblich schimmernde Eiklumpen durch. Doch gelangten die Eier nicht in den Eisack, und die Tierchen starben, ohne Eier abzulegen.

Es gelang mir aber, aus den von Odessa gesandten Eiern Schnitte anzufertigen. Um die Eier zu fixieren, warf ich sie in kochende gesättigte Lösung von Sublimat mit einigen Tropfen von Essigsäure, wo sie ungefähr 2 Minuten blieben, später brachte ich sie in mit Jodtinktur gefärbten 70 %igen Alkohol. Die Eier konservierten sich sehr gut und an fortgeschrittenen Eiern konnte man auch gut gewisse Entwicklungserscheinungen beobachten.

Daß das *Artemia*-Ei zwei Arten von Eihüllen hat, kannte man schon seit lange, und es war OSTROUMOW (85), welcher vor kurzem gezeigt hat, daß bei dem Ausschlüpfen der Nauplien diese zwei Arten von Eihüllen verschiedene Schicksale erleiden. Ich konnte diese Hüllen auch an meinen Schnitten, besonders an denen, welche mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin tingiert waren, unterscheiden. Die eine, sehr dünne, das Ei berührende und ihre stellenweise dicht anliegende Hülle (Tafel XXIII, Fig. 55 *p.h*) ist die primäre Hülle. Die andre ist die tertiäre Eihülle. Sie besteht auch aus den drei Hüllenschichten, der einen äußeren, sehr dicken und sich sehr stark färbenden (Taf. XXIII, Fig. 55 *as*), der zweiten, welche viel weicher erscheint, eine Punktstruktur zeigt und sich sehr blaß färbt, in welcher ich die mittlere Schicht (*ms*) erkenne und einer dritten, welche der äußeren sehr ähnlich erscheint, auch sich lebhaft tingiert und als innere Schicht angesehen werden muß (Taf. XXIII, Fig. 55 *is*). Die Dicke dieser Schichten ist folgende: die der äußeren Schicht 0,002 mm, die der mittleren etwa 0,004 mm, die der inneren etwa 0,0015 mm. Was die Dicke der primären Eihülle beträgt, so ist die letzte so fein, daß man sie mit den mir zugänglichen Apparaten nicht messen konnte.

So sehen wir, daß bei allen Branchipoden die Eihüllen gleich gebaut sind. Sie haben nämlich eine primäre Eihülle, welche vom Ei sogleich nach dem Eindringen in den Eisack abgesondert ist

und von der tertiären Hülle bedeckt erscheint. Die letzte wird aus dem von den speziellen Hüllendrüsen abgesonderten Secret gebildet und besteht aus drei Schichten — einer äußeren, einer mittleren und einer inneren. Die mittlere Schicht ist bei allen Branchipoden lockerer als die härtere innere und besonders äußere Schicht. Höhlungen, welche zur Aufnahme von Luft dienen, finden sich in der äußeren und der mittleren Schicht, nicht aber in der inneren.

Jetzt gehen wir zu den schalentragenden Phyllopoden über.

An erster Stelle begegnen wir hier dem *Lepidurus productus*, dessen Hüllenbau und Hüllenbildung von dem des *Apus cancriformis* sich gar nicht unterscheidet.

Hier müssen wir scharf zwei Arten der Eihüllen unterscheiden. Die eine Art ist bei den sich noch im Innern der Genitalorgane befindenden Eiern zu beobachten, die andre sieht man nur an den abgelegten Eiern und nach einer gewissen Zeit nach der Ablage. Diese innere Hülle ist vom Ei selbst gebildet und kann nicht anders als eine primäre Hülle angesehen werden (Taf. XXIII, Fig. 45, 56 und 57 *ph*).

Hier ist die primäre Hülle so dick und so stark, daß ich sie lange Zeit mit den äußerst dünnen und feinen primären Hüllen von Branchipoden zu vergleichen zögerte, doch habe ich viele Beweise dafür, daß diese Hülle nur nach der Eiablage unter der starken und dicken sekundären Eihülle gebildet wird, und da kann sie nur von dem Ei ausgeschieden werden. Sie zeigt einen geschichteten Bau (Taf. XXIII, Fig. 56) und ersetzt an dem abgelegten Ei die peripherische Zone der sich noch in den Genitalorganen befindenden Eier (Taf. XXII, Fig. 24, 27, 30, 34, Taf. XXIII, Fig. 35, 36, 44, 47 *p.x*). Diese Zone ist bei dem aus den Genitalorganen austretenden Ei (Taf. XXII, Fig. 19 *px*) noch gut zu unterscheiden, während man sie bei den ausgeworfenen Eiern gar nicht sieht (Taf. XXIII, Fig. 45, 56, 57).

Diese primäre Hülle, deren Dicke etwa 0,0055 mm beträgt, liegt so dicht dem Eidotter an, daß sie bei der Zusammenziehung desselben beim Fixieren sich von den übrigen Teilen der Eihüllen abhebt und dem Dotter folgt (Taf. XXIII, Fig. 45).

Da bei den Apodiden die peripherische Zone an Nahrungsaufnahme keinen Anteil nimmt, wie wir es bei den Branchipoden gesehen haben, da aber diese Zone manchmal sehr dick, ungefähr 0,016 mm dick erscheint und vom Dotter durch die früher beschriebene Scheidegrenze (Taf. XXII, Fig. 30 *gr.st*) abgegrenzt ist, sowie

einen vom Dotter ganz verschiedenen Bau (Taf. XXII, Fig. 30, Taf. XXIII, Fig. 44 *p.x* und *dt* oder *d.k*) zeigt, so komme ich zu der Anschauung, daß bei den Apodiden diese peripherische Zone sich in die primäre Hülle umwandelt und zwar erst einige Zeit nach der Eiablage.

Solche Dicke und Festigkeit der dem Dotter dicht anliegenden primären Eihülle wird durch die Lebensweise der Apodideneier erklärt, welche viele Not dulden müssen, bis sie zur Entwicklung der Nauplien günstige Verhältnisse finden. Ich nenne die übrigen Hüllen des Eies der Apodiden »sekundäre«, nicht aber »tertiäre«, wie ich die äußere Eihülle von den Branchipoden genannt habe.

Ich habe schon früher geschrieben, daß ich »primäre« Hüllen solche nenne, welche vom Dotter selbst gebildet werden, »sekundäre« die, welche noch im Innern der Genitalorgane, aber nicht vom Ei selbständig gebildet werden, unter »tertiären« aber verstehe ich Eihüllen, welche außerhalb der Genitalorgane von besonderen Organen gebildet werden. Es ist selbstverständlich, daß ich hier unter den Genitalorganen nur die Eierstöcke und die Oviducte verstehe, nicht aber mit ihnen verbundene accessorische Apparate, wie Eisäcke und Hüllendrüsen.

Die sekundären Hüllen des Eies bei *Lepidurus* und *Apus* bilden sich in den Follikelpedunkeln (Taf. XXII, Fig. 20 *pd*) und in den Eileitern.

Die Pedunkeln sind mit einförmig gebauten, ziemlich hohen und dünnen Zellen bekleidet (Taf. XXII, Fig. 27 *pd.x*, Fig. 34 *p.e*, Taf. XXIII, Fig. 37 und 38 *p.ep*). Ich traf zufällig solche Eier, welche mit einem Teile sich noch im Follikel befanden, wo man auf ihnen gar keine Spuren von Hüllen beobachten konnte, während die aus dem Follikel ausgetretenen Teile schon von der von den Pedunkelepithelzellen ausgeschiedenen Hülle bedeckt waren.

Die Pedunkelzellen sind etwa 0,028 mm hoch und 0,012 mm dick. Sie haben abgerundete Gipfel, wenn sie ins Pedunkellumen frei hineinragen, ziemlich große Kerne, tingieren sich sehr lebhaft mit allen Tinktionsmitteln und zeigen einen gut ausgesprochenen Charakter von Drüsenzellen. Sie färben sich am lebhaftesten, wenn sie der Eioberfläche anliegen und auf dasselbe die Schale secernieren (Taf. XXII, Fig. 27 und 34). Dann wird der Gipfel der Zellen flach und die Zellen selbst, von der Eimasse gedrückt, werden niedrig und breit, wie man es auf unsrer Fig. 34 der Taf. XXII gut sieht.

Ich traf ein pathologisch geformtes Exemplar von *Lepidurus*

productus, welches, obgleich aur in Spiritus fixiert und konserviert, mir die Überzeugung gegeben hat, daß es die Pedunkelepithelzellen sind, welche die sekundäre Eihülle ausscheiden.

Ich traf nämlich einige sehr ausgedehnte Pedunkel, welche keine Eier enthielten, deren Epithelzellen aber ihre Ausscheidungsarbeit eifrig leisteten. Die Pedunkel waren hier mit einem Netze von feinsten Fäden ausgefüllt (Taf. XXIII, Fig. 38 *pd.z.ex*), und diese Fäden hatten ihren Anfang an den Pedunkelepithelzellen. Dieselben waren weit voneinander getrennt (Taf. XXIII, Fig. 37 *p.ep*), und nur eine feine Conjunctivgewebeschicht (*ejt.pd*) hinderte sie, sich ganz voneinander zu trennen.

Einige Zellen waren besonders instruktiv, weil man an ihnen ein Käppchen aus feinsten Netzmaschen sehen konnte, welche sich in einen aus feinsten Fäden gebildeten Schopf verlängerten (Taf. XXIII, Fig. 37 *pd.z.ex*). Diese Schöpfe, wie andre ähnliche von den Zellen secernierte Gebilde, steigen bis zur das Pedunkellumen ausfüllenden Netzmasse und nehmen Anteil an ihrer Bildung.

An andern Stellen wird diese Masse als eine brüchige, feste Schale ausgeschieden (Taf. XXIII, Fig. 38 *pd.z.ex*, untere Seite der Abbildung), und man sieht unter ihr die sie bildenden Zellen.

Es bleibt also kein Zweifel, daß die sekundären Hüllen des Eies beim *Lepidurus productus* von den Epithelzellen des Pedunculus gebildet werden.

Die Hüllenmasse wird von den Pedunkelepithelzellen auch in andern Formen ausgeschieden. Wir finden stellenweise dunkle Kugeln und Klümpchen (Taf. XXII, Fig. 31 und 34 *pd.z.ex*), welche manchmal sehr groß erscheinen. So z. B. mißt die Kugel, welche auf der Fig. 31 der Taf. XXII abgebildet ist, in der Länge etwa 0,02, in der Breite etwa 0,015 mm. Diese Ausscheidungsprodukte sind blasig und körnig, aber eine Wabenstruktur, wie es Nowikoff für *Limnadia lenticularis* (88) beschreibt, konnte ich in dem Klumpen nicht entdecken. Auch konnte ich zwischen den Epithelzellen der Pedunkel und der Oviducte keine unausgebildeten Genitalzellen finden, wie sie Nowikoff für *Limnadia* beschreibt, glaube auch, daß dieser Forscher sich hier irrt, indem er Epithelzellen für Genitalzellen ansieht.

Die sekundäre Eihülle des *Lepidurus* ist im Anfang der Absonderung noch sehr schwach und fein, kaum zu unterscheiden (Taf. XXII, Fig. 34 *s.h*). Später wird sie besser zu sehen (Taf. XXII, Fig. 27 und 30 *s.h*), und bei den in den Eileiter herausgetretenen

Eiern ist dieselbe schon ganz gut ausgebildet (Taf. XXIII, Fig. 35 und 36 *s.h*).

Die Eihülle wird im Inneren der Genitalorgane als eine sehr feste, oft sehr brüchige Eihülle ausgesondert, welche noch keine Spuren des Baues erkennen läßt. In solcher Form sieht man z. B. die Eihülle des auf der Fig. 19 der Taf. XXII abgebildeten Eies, sowie die rechte Eihülle der Abbildung 35 der Taf. XXIII. Nur selten bemerkt man schon im Inneren der Genitalorgane die Eihülle an ihrer inneren, dem Ei zugewendeten Seite in kleine Aussackungen und Aushöhlungen zerfallen, welche an ihrem inneren, das Ei berührenden Ende durch eine äußerst feine Membran verbunden erscheinen (Taf. XXIII, Fig. 36). Weit öfter aber bekommt man den fertigen Bau der Eihülle nach dem Austritte des Eies aus dem Eileiter in den Eisack zu sehen, welcher bei den Apodiden, wie bekannt, durch das Zusammenschließen der zwei tellerförmig gebauten Anhänge des elften Beinpaares (Taf. XXIII, Fig. 51 *ex.11*) gebildet wird.

Hier trifft das Ei Wasser, und seine Hüllen fangen an aufzuquellen. In den Hüllen erscheinen zuerst unregelmäßig (Taf. XXIII, Fig. 51 *sh*) angeordnete, dann aber zu regelmäßigen Alveolen sich bildende Höhlungen. Vielleicht bilden sich manchmal auch im Eileiter fertige Hüllen durch das Eintreten von Wasser in die Eileiterhöhle, was bei den ziemlich weiten Genitalöffnungen möglich erscheint.

Bei den ausgebildeten Eiern des *Lepidurus productus* besteht die sekundäre Eihülle auch aus drei Schichten, die aber nicht mit den bei den Branchipoden beschriebenen Schichten zu vergleichen sind. Es sind nämlich die feinste innere Schicht (Fig. 45 und 56 der Tafel XXIII *is*), welche die radiär verlaufenden Septen, die die Alveolen bilden, verbindet, eine sehr dicke, aus einer Reihe großer Alveolen bestehende mittlere Schicht und eine ziemlich starke äußere Schicht (*ms* und *as*). Es gibt keinen Bauunterschied zwischen diesen Schichten und deswegen können sie mit den Schichten bei Branchipoden nicht verglichen werden.

Die Dicke der äußeren Schicht beträgt etwa 0,0028 mm, die der mittleren etwa 0,025 mm, die der inneren ungefähr 0,0003 mm.

Die mittlere Schicht zeigt außer einer Reihe großer manchmal regelmäßig ausgebildeter Alveolen (Taf. XXIII, Fig. 45, rechte Seite der Abbildung) noch eine obere und eine untere Reihe kleinster Aushöhlungen. Zahlreiche große Alveolen, wie sie SPANGENBERG (26)

zeichnet, konnte ich an central ausgeführten Schnitten nicht beobachten, wohl aber an excentrisch gelegten.

Wie wir sehen, ist der Bau der Eihüllen bei *Lepidurus* dem von einigen Branchipoden, z. B. von *Chirocephalus diaphanus* sehr ähnlich. Hier und dort sehen wir eine feste äußere Schicht, welcher eine Alveolarschicht anliegt, deren untere Grenzen durch eine innere Schicht verbunden sind. Auch die Anordnung der Alveolen ist verhältnismäßig ähnlich, indem man bei *Lepidurus*, wie bei *Chirocephalus diaphanus* außer den großen Alveolen auch kleinere, bei *Chirocephalus diaphanus* meistenteils unter den großen Alveolen liegende Höhlungen, bei *Lepidurus productus* sowohl über, als unter den letzten beobachtet. Selbst die Größe der großen Alveolen kommt sich nah; die regelmäßigen Alveolen bei *Lepidurus productus* messen etwa 0,017 mm in die Länge und 0,012 mm in die Breite, während die des *Chirocephalus diaphanus* 0,014 und 0,012 zeigen. Nur die primäre Hülle ist bei dem *Lepidurus productus* ganz anders gebaut, was mit den eigentümlichen Lebensbedingungen des Tieres zusammenhängt.

Die Hüllen der beiden Tiere haben aber ganz verschiedene Entstehung. Während die von *Lepidurus productus* im Inneren der Genitalorgane gebildet sind und aus den Epithelzellen der Pedunculi der Eifollikel stammen, werden die des *Chirocephalus diaphanus* von besonderem von den Drüsenzellen gelieferten Secrete, welches in den Eisack ergossen wird, gebildet. Die beiden verschiedenen Arten der Hüllenentstehung führen zu demselben Resultate, und hier sehen wir noch einmal, wie die Natur auf verschiedenen Wegen zu einem und demselben Ziele kommt, wie wir dem so scharf z. B. in der Entwicklungsgeschichte der Augen der Wirbeltiere und der Cephalopoden begegnen.

Der Bau der Eihüllen von *Apus cancriformis* ist dem von *Lepidurus productus* sehr ähnlich. Hier sehen wir auch eine primäre und eine sekundäre Hülle. Die erste ist aber, im Vergleiche mit der von *Lepidurus productus*, sehr fein (Taf. XXIII, Fig. 56 und 57 *s.h*). Die innere Schicht der sekundären Hülle ist stärker als bei diesem Tiere und geht unmerkbar in die innersten Teile der von den Alveolen ausgefüllten mittleren Schicht über, welche von einer sehr feinen äußeren Schicht bedeckt ist. Es scheint, daß *Apus cancriformis* eine Art ist, welche mildere Gegenden Europas bewohnt, als *Lepidurus productus*. In Rußland z. B. treffen wir, bei gut bestimmten Exemplaren, meistenteils *Lepidurus productus*. Der *Apus cancri-*

formis ist im Gouvernement von Woronesch, Kiew, in Transkaukasien gefunden. Die nördlichsten europäischen Apodiden sind wieder die *Lepidurus*, nämlich *Lepidurus glacialis*, welchen man in Skandinavien und auch auf Island, Spitzbergen und Grönland begegnet hat. Das ist vielleicht die Ursache, warum die Eihüllen von *Apus cancriformis* bei einem sehr ähnlichen Bau viel feiner als die groben Hüllen der Eier von *Lepidurus productus* sind. Diese sind auch, wie es schon F. Brauer (23) gezeigt hat, größer als die von *Apus cancriformis* und so schwer, daß sie lange Zeit unter Wasser bleiben ohne anzufangen zu schwimmen.

Die Eihüllen der echten zweischaligen Phyllopoden sind viel einfacher gebildet als die der übrigen Arten.

Bei *Limnetis brachyurus* sehen wir an den eben abgelegten und an den Eierträgern der neunten und zehnten Füßchenpaare angeklebten Eiern (Grube, 7) eine sehr harte, stark lichtbrechende Schale (Taf. XXIII, Fig. 53 *sh*), welche sehr das Anfertigen der Schnitte hindert und beim Schneiden sich wie durch eine Springfeder öffnet.

Es ist mir nicht gelungen über die Entstehung dieser Hülle klare Beobachtungen zu machen. Ich habe aber an den sich im äußersten Abschnitte des Eileiters befindenden Eiern Beobachtungen gemacht, wonach ihre Eihülle ohne Zweifel vom Eileiterepithel ausgeschieden wird (Taf. XXIII, Fig. 46 *sh.*). Die Eileiterwände sind in dieser Region aus einer Menge Drüsenzellen gebildet (Taf. XXIII, Fig. 46 *dz.od*).

Aber die Eihülle ist bei dem Austreten des Eies aus dem Eileiter viel dünner, als bei den schon an die Eiträger angeklebten, und an den frisch angeklebten, wo man noch gut die peripherische Zone beobachtet (Taf. XXIII, Fig. 40 und 53 *p.z*), dünner als bei den schon seit einiger Zeit abgelegten Eiern. Bei diesen sieht man keine peripherische Zone des Eies, und ich meine, daß diese Zone in die innerste, primäre Hülle verwandelt ist. Bei *Estheria tetracera* aus Mandschurien, bei der die Eihüllen so hart sind, daß sie keine guten Schnitte anzufertigen erlauben, sah ich an Schnittpartikeln sehr klar, daß es hier eine sehr dicke, primäre Hülle gibt, welche unter einer ebenso dicken sekundären Hülle liegt und von dieser sehr leicht abgetrennt werden kann.

Wie wird aber die beim Ablegen des Eies so dünne sekundäre Eihülle dicker, wie bekommt sie ihr lichtbrechendes Ansehen und

die kleinen zierlichen Erhöhungen, welche ihrer Oberfläche ein wellenförmiges Ansehen liefern?

Schon GRUBE (7) hat hierüber Angaben gemacht. Er meint, daß die griffelförmigen Auswüchse, welche die Gipfel der Eierträger bedecken, ein besonderes Secret bereiten, welches die Eier bedeckt, sie zusammenklebt und später sie an die Oberfläche der Körperschale befestigt.

Die Griffel der Eierträger haben wirklich an ihren Spitzen Öffnungen, welche in lange Drüsengänge führen. Diese kommen von den nicht nur in den Griffeln, sondern durch den ganzen Eierträger verlaufenden Drüsenzellen, die das oben genannte Secret liefern.

Die Eier von *Limnetis* sind wie mit einem Gespinste umgeben. Dieses Gespinst ist manchmal in einer so großen Menge vorhanden, daß es sich zu einer gemeinsamen Masse verklebt, wonach einige Verfasser, z. B. LIÉVIN (5), eine allen Eiern gemeinsame Schale beschreiben. Dasselbe ist auch für *Estheria* gesagt.

Dieses Secret wird wahrscheinlich über das Ei ausgegossen, bildet seine äußerste Hülle, welche also als tertiäre Hülle erscheint und bildet bei einigen zweischaligen Phyllopoden, wie z. B. bei den von G. O. SARS (86) erforschten australischen *Eulimadia stanleyana*, *Estheria packardi* und *Limnetis maclayana*, einen zierlichen Eihüllenschmuck.

Die Eihüllen der zweischaligen Phyllopoden entbehren, wie wir sehen, gänzlich der Luft führenden Alveolen oder andrer Höhlungen. In dieser Hinsicht entfernen sie sich von den übrigen Vertretern dieser Gruppe. Wie ist das zu erklären?

Ich kenne nicht die Lebensweise von *Estheria*, *Leptestheria* und *Limnadia*, habe aber Beobachtungen an *Limnetis* gemacht, welche mir zum Teil diese Besonderheit gut erklären.

Schon alte Forscher, wie JOLY, LIÉVIN, GRUBE, haben beobachtet, daß die Eier dieser zweischaligen Phyllopoden an die inneren Wände der Schalen des Körpers angeklebt und so vom Weibchen getragen werden. GRUBE (7) beschreibt selbst sehr gründlich die Arbeit der Eiträger bei diesem Ankleben.

Was wird aber mit den angeklebten Eiern nach dem Tode des Tieres? Sie bleiben ebenso angeklebt wie bei dem lebenden. Das tote Tier trocknet ganz aus. Es wird so leicht, daß es vom Winde durch die Luft getragen und bei Regen in den einen oder andern Wasserbehälter gelangt. Hier schwimmt es, dank der Dünne und

der Leichtigkeit der Schale, auf der Wasseroberfläche bis die Pfütze austrocknet, wo es dann vielleicht wieder weiter geführt wird.

Ich habe einmal in einem kleinen Zuber, in den während des Regens das Wasser von dem Dache meines Landhauses hineinfließt, ein vom Wind gebrachtes schwimmendes totes Tierchen von *Limnetis brachyurus* gefunden.

Danach braucht die *Limnetis* zum Schwimmen auf der Wasseroberfläche keine Eihüllenalveolen oder andre Schalenaushöhlungen, ihre den Körper bedeckenden Schalen leisten hier dieselbe Arbeit.

Die Eihüllen der Phyllopoden spielen, wie wir sehen, eine sehr wichtige Rolle im Leben dieser Tiere und erklären zum Teil deren weite Verbreitung.

Sie sind dazu bestimmt, nicht nur die Embryonen vor Hitze und Kälte zu schützen, sondern auch um deren Verschleppung durch den Wind zu fördern.

Wir haben gesehen, daß die Limnetisschalen durch den Wind fortgetragen werden, dasselbe kann auch mit den Eiern von *Branchipus*, *Apus* usw. geschehen.

Diese Eier, welche leichter als viele Staubteile erscheinen, können Meilen weit getragen und so ganz unerwartet in der einen oder an der andern Gegend gefunden werden. Die französischen Zoologen konnten aus dem über das Mittelmeer gebrachten Staub Rotatorien züchten, und beim günstigen Zufalle kann dasselbe Schicksal auch ein Phyllopodenei erleiden. Wie weit der Wind den Staub bringt, kennen wir durch die Beobachtungen der Brüsseler Meteorologen, welche in Brüssel bei einem starken Winde Staub mit winzigen Turmalinkristallen beobachteten, die nur für einzelne Gegenden der Sahara charakteristisch sind.

So erklärt es sich, daß man denselben Phyllopodenspecies in so entfernten Gegenden wie im Kapland und Transkaukasien (*Leptestheria siliqua*) oder in der Mandschurei und bei Charkow (*Estheria tetracera*), in Ungarn und an den Oka-Ufern (*Chirocephalus carnuntanus*) begegnet.

Faunistische Forschungen über Phyllopoden sind noch sehr lückenhaft und, so zu sagen, sprungweise und zufällig. Einige Forscher haben ihnen ihre Aufmerksamkeit geschenkt, so G. O. Sars, dem die Jana-Expedition viel Untersuchungsmaterial gebracht hatte. Meistens ist aber diese interessante Tiergruppe, deren Untersuchung zur Entscheidung nach der Frage der Weite dieses Kosmopolitismus von großer Wichtigkeit ist, vernachlässigt. Ich glaube aber, daß man

dauernd angesiedelte Species der Phyllopoden nur in den Gegenden findet, wo es kein vollständiges Austrocknen der Gewässer gibt, wo folglich ihre Eier oder Körperschalen durch den Wind nicht zerstreut werden können.

Die Frage über die Eihüllen bei den Crustaceen ist eine alte und vielmals diskutierte Frage.

Es war RATHKE (2), welcher diese Frage zum ersten Mal gründlich und wissenschaftlich bei dem Flußkrebse durchforschte, indem er bei diesem Krustentiere drei Eihäute beschrieb. Die eine nannte er Dotterhaut, sie entspricht unsrer primären Hülle, die andre Lederhaut, welche vielleicht das Chorion darstellt, und endlich die äußere Haut, welche als ein Ausscheidungsprodukt der speziellen Drüsen erscheint, denn, durch sie ist »das Ei an die verkümmerten Beine des Schwanzes der Mutter angeheftet«[1]. Diese zwei Hüllen, das heißt, die Dotterhaut und die Lederhaut, konstatiert auch beim Hummer ERDL (4).

LIÉVIN (5) beschreibt bei *Limnetis brachyurus*, welche er als eine von ihm neu entdeckte Species und Genus *Hedessa Sieboldii* nennt, keine wahre Schale, hält aber das durch Alkohol zu einer gemeinsamen Masse geronnene Fadengespinst als einen für alle Eier der einen Seite des Tierkörpers gemeinsamen Eisack.

P. J. VAN BENEDEN (6) bestätigt die Angaben von RATHKE auch für die parasitischen Copepoden (*Nicothoë*), von denen er eine Dotterhaut (Membrane vitelline) und eine äußere Haut (Membrane exterieure) beschreibt.

GRUBE (7) untersucht sehr gründlich die Funktionen der Eierträger, d. i. der speziellen Auswüchse des neunten und zehnten Fußpaares. Er vermutet, daß diese Organe »vielleicht zur Bereitung der Flüssigkeit dienen, welche die äußere nachher so stark einschrumpfende Hülle der Eier bildet«[2]. Er verbessert die Angaben von LIÈVIN und JOLY über die Existenz eines gemeinsamen Eisackes, macht aber selbst einen Fehler, indem er sagt, daß die äußere Hülle »bald einen, bald mehrere Dotter« umschließe[3].

MEISSNER (8) findet zwei Eihüllen auch bei den Amphipoden und bald nach ihm zeigt CLAUS (10), daß bei *Cyclops* die Eihülle nicht als ein Ausscheidungsprodukt des Oviductes, sondern als Dottermembran anzusehen ist. Im Jahre 1864 schreibt BUCHHOLZ über

[1] S. 7.
[2] S. 56.
[3] Erklärung der Fig. 18.



Branchipus Grubei, daß die reifen Eier, »ehe sie in den Uterus[1] gelangen, sich in dem Eileiter anhäufen« und »zu dieser Zeit nur eine einfache, sehr zarte Hülle« haben. »Erst in dem Uterus selber, in welchem sie etwa 2 Tage zu verweilen pflegen, erhalten sie eine zweifache Schale.« Diese äußere Schale ist gelb gefärbt und zeigt eine sehr regelmäßige Zeichnung (11).

Die Beschreibung von BUCHHOLZ ist ganz klar und führt uns in die neuen Beschreibungen der Crustaceeneihüllen ein.

In demselben Jahre erschien auch die berühmte Schrift von FRITZ MÜLLER (12), welche ein neues Licht auf die Frage über die Eihüllen der Crustaceen wirft und welcher wir viele interessante Forschungen darüber verdanken. FRITZ MÜLLER richtet die Aufmerksamkeit seiner Leser auf eine früher unbeschriebene Tatsache, auf das Abwerfen der Körperhäute im Eie. Nach seinen Beschreibungen werfen einige Crustaceen die vom Embryo gebildete Haut noch im Eie ab und diese Haut nennt er »Larvenhaut«. Wir haben ein ebensolches Hautabwerfen im Eie bei *Streptocephalus auritus* gesehen. Dieser wichtige Gedanke hatte einen großen Einfluß auf die mit der Schrift von FRITZ MÜLLER gleichzeitigen Arbeiten. So fand G. O SARS zweifache Hüllen sogleich bei vielen Crustaceen Norwegens[2], A. DOHRN verglich, zwar nicht richtig, mit der Larvenhaut die innere Hülle der Isopodeneier (13). CLAPARÈDE findet bei den Acariden das Deutovum und bemerkt, daß dessen Membran mit der Larvenhaut der Crustaceen zu vergleichen sei (14).

In den Jahren 1869 und 1870 erscheinen wichtige Arbeiten von E. VAN BENEDEN (15, 16 und 17) und von E. VAN BENEDEN und BESSELS (18), welche die Frage über die Eibildung bei den Copepoden, Schizopoden, Cirripedien, Isopoden und Amphipoden diskutieren, und seit der Zeit ist diese Frage wirklich wissenschaftlich gestellt worden.

Diese Verfasser kommen nämlich zum Schlusse, daß bei den Copepoden, sowohl parasitischen, als auch freilebenden, die Eihülle als ein Ausscheidungsprodukt des Eileiters, also als ein Chorion gedeutet werden muß, welches noch von einem Exochorion bedeckt ist (bei den parasitischen Copepoden). Das Exochorion ist mit dem Secret, welches die die Eier enthaltenden Eisäcke bildet, identisch, und so macht VAN BENEDEN-Vater keinen Fehler, wenn er der

[1] Uterus von BUCHHOLZ und andern Verfassern ist Eisack in unserm Sinne.

[2] G. O. SARS, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania 1867.

Nicothoe zwei Eihüllen zuschreibt (6). Damit entsteht eine Meinungsverschiedenheit zwischen Claus (10) und E. van Beneden, welche später von vielen Forschern verfolgt wird. Van Beneden beschäftigt sich eingehend mit der vom Blastoderm gebildeten Haut, welche er »Blastodermcuticula« (Cuticule blastodermique) nennt und auch bei den Copepoden findet (17).

Bei Cirrhipedien (17) beschreibt E. van Beneden eine Dotterhaut, unter welcher er in späteren Stadien auch eine Blastodermcuticula findet und schreibt, daß der Embryo bald die Dotterhaut zerreißt und abwirft und in der blastodermischen Form geboren wird (»nâit sous la forme blastodermique«[1].

Bei den Schizopoden (*Mysis*) beschreibt E. van Beneden ein Chorion (16), unter welchem keine Blastodermcuticula, sondern direkt eine Larvenhaut oder »Naupliuscuticula« (cuticule nauplienne[2]) sich bildet; ebenso von den Isopoden ein Chorion, unter welchem später noch eine Hülle gebildet ist. Diese Hülle ist aber nicht der Tätigkeit des noch ungeteilten Dotters zuzuschreiben, wie es A. Dohrn (13) und G. O. Sars[3] wollen, sondern sie ist auch nichts andres, als die Blastodermcuticula (im Sinne van Benedens).

Auch bei den Amphipoden finden E. van Beneden und Bessels (18) nur eine Hülle, das Chorion und nennen die innere Membran, die Dotterhaut von Meissner (8), eine »Blastodermcuticula«.

Hier sehen wir aber eine Vermischung in der Deutung der Membranen, und E. van Beneden gibt der so wichtigen »Blastodermcuticula«, welcher man jetzt keine so wichtige Rolle zuschreibt, und der Larvenhaut zu große Bedeutung.

Spätere Verfasser haben diese unklare Deutung aufgeklärt und verbessert. Wenn ich hier bei den Arbeiten von E. van Beneden etwas länger verweilte, so geschah das, weil diese Schriften zu ihrer Zeit einen sehr großen Einfluß auf den Lauf der Embryologie äußerten.

Nach dieser Periode verlasse ich den historischen, chronologischen Gang dieser Literaturübersicht und werde die Ansichten der Verfasser bei den einzelnen Crustaceengruppen behandeln. Ich erinnere nur noch daran, daß E. van Beneden die »Blastodermcuticula« auch bei den Laemodipoden (*Caprella*), Decapoden (*Crangon*),

[1] S. 105 (S. 9 des Separatabdruckes).
[2] S. 242 (S. 13 des Separatabdruckes).
[3] L. c.



Phyllocariden (*Nebalia*, welche er noch zu den Phyllopoden stellt) findet (15 und 17[1]).

Wenn wir jetzt uns zur Literatur über den Bau und die Entstehung der Eihüllen bei den Phyllopoden wenden, so finden wir hier nicht vieles. von Siebold (21) beschreibt sehr vollständig die äußere Form und die Entstehung der Schale des *Branchipus Grubei*. Er ist der erste, welcher völlig die Rolle der Hüllendrüsen erkennt, obgleich schon Buchholz über ihre Tätigkeit richtige Nachrichten gegeben hat (11).

Spangenberg (26) beschreibt bei *Branchipus stagnalis* drei Häute, »nämlich 1) eine feine durchsichtige Haut, welche das Ei sehr locker umhüllt und bei der Ablage meist abgestreift wird, 2) die eigentliche schützende Eikapsel, eine sehr starke, aus zwei Lagen bestehende Haut von gelbbrauner Farbe und äußerst regelmäßiger Form, 3) das im Eileiter gebildete Chorion«[2].

Die erste Haut entspricht der das Ei umgebenden Schleimdecke, welche wir bei *Branchipodopsis* gesehen haben (Taf. XXIV, Fig. 63*sl.h*), die zweite unsrer tertiären Hülle, die dritte unsrer primären Eihülle.

Was die Bildung dieser Haut aus zwei Lagen betrifft, so haben wir auch bei *Chirocephalus Josephinae* gesehen, daß bei gewisser Behandlung diese Eihülle in zwei Lagen zerlegt sein kann (Taf. XXI, Fig. 10 und 15). Auch den punktierten Bau der Schale sieht Spangenberg und unterscheidet ihn von dem Ausdrucke »ungemein kleiner Spitzchen«, welche nach Buchholz die Schalenoberfläche von *Branchipus Grubei* bedecken. Aber Spangenberg hat Unrecht, wenn er diese Pünktchen mit den »bei *Apus* in der Haut befindlichen Maschenräumen« vergleicht. Mit den letzten sind die großen blasenartigen Aushöhlungen der Eihülle zu vergleichen, während die Pünktchen eine besondere Bildung darstellen, welche, wie es Ostroumow für die Artemien-Eischalen gezeigt hat, eine große Rolle für das Eindringen des Wassers ins Innere des Eies spielen (85).

Bei *Apus* zeichnet Spangenberg den Querschnitt der Schale, welche nach ihm aus einer Anzahl von Maschenräumen besteht. Auf der Fig. 23 seiner Taf. III zählen wir vier bis fünf solcher Reihen

[1] 15, S. 62 (S. 11 des Separatabdruckes), 17, S. 231 (S. 11 des Separatabdruckes).

[2] 26, S. 54—56.



und unter dieser Haut unterscheiden wir die von uns beschriebene primäre Hülle, welche er als Chorion bezeichnet.

Bei *Artemia* findet Spangenberg wieder zwei Schalenlagen und seine Beschreibungen der Eihüllen dieses Tieres, bei welcher er in Spiritus aufbewahrte Exemplare benutzte, steht hinter der viel früher gemachten Beschreibung von Joly (3) zurück. Diese schöne Arbeit, welche man ganz vergessen hat, enthält sehr genaue Beschreibungen und Abbildungen der Entwicklung von *Artemia*, und die Abbildungen von *Nauplius*, *Metanauplius* und weitere Stadien der Metamorphosen von *Artemia* sind so gut abgebildet, daß sie noch heute ganz brauchbar sind.

Spangenberg hat die Bildung des Chorions bei *Branchipus*, *Apus* und *Artemia* nicht gesehen und kennt diese Hülle als *Chorion* ohne allen Zweifel unter dem Drucke der damals so hochgeschätzten Meinungen von E. van Beneden und Fritz Müller.

Nitsche (25) widmet sehr wenig Raum der Frage nach dem Bau und der Entstehung der Eihüllen bei *Branchipus Grubei*. Er konstatiert »die völlige Richtigkeit der Beschreibung der Eihüllen, wie sie von Buchholz gegeben wurde«[1] und begnügt sich mit der Angabe über die Punktierung der Dotterhaut, welche »wohl von feinen Porenkanälen« herrührt, sowie über einige unwichtige Details des Hautbaues.

Nach diesen für die Phyllopoden klassischen Arbeiten erwähnen den Bau der Eischale meistenteils die Systematiker. So beschreibt Richters den eigentümlichen Eihüllenbau ven *Branchipus australis* (27), Sars zeichnet in manchen seiner Abhandlungen die Eischalenincrustationen bei vielen Phyllopoden, z. B. bei den Phyllopoden Australiens und Neuseelands (86); selbst Claus in seinen berühmten Phyllopoden-Abhandlungen (20 und 40) beschäftigt sich gar nicht mit dieser Frage, obgleich er viel Raum der Entstehung und Entwicklung der Hüllendrüsen widmet (40). Nur auf einer Seite finden wir bei ihm die Äußerung, daß der lange, vorn blasenförmige Endabschnitt des Oviducts eine gerinnbare Substanz ausscheidet, »welche die eintretenden Eier umlagert und um dieselben vielleicht eine Hülle bildet«[2]. Das beobachtete Claus bei *Branchipus torticornis*.

Nur August Brauer (59), welcher so viel in der Frage über die Erscheinungen der Eireifung bei *Branchipus Grubei* beigetragen

[1] 25, S. 295.
[2] 40, S. 351 (86).



hat, widmet einige Zeilen der Frage über die Entstehung der Eihüllen dieses Tieres.

Er beschreibt bei *Branchipus Grubei* eine Dotterhaut, welche ganz dem von mir als primäre Hülle beschriebenen Häutchen entspricht. Die Dotterhaut wird stark gefaltet, und dieser Faltung, aber nicht in solcher Schärfe, begegnen wir auch bei *Chirocephalus Josephinae* (Taf. XXI, Fig. 14); diese Fältchen entsprechen den Zacken, welche sich zwischen der Dotterhaut und der Schale befinden. Brauer vermutet selbst, daß auf diese Weise »vielleicht zwischen Schale und Haut eine Art Luftkammer dadurch hergestellt wird«[1]. Die Eischale oder nach unsrer Nomenclatur tertiäre Eihülle erscheint zuerst völlig homogen. »Zur Zeit der Entodermbildung aber treten Erhebungen und Vertiefungen auf.« Die Zacken erscheinen als »in gebogenen Linien verlaufende, miteinander sich vereinigende oder auch frei endende rippenartige Vorsprünge«. An diesen Stellen ist die Schale von einem Kanalsystem durchbrochen, »welches vielleicht den Zweck hat, zwischen dem Keim und der Außenwelt eine Verbindung herzustellen«. Brauer erklärt diese Struktur durch die Erhärtung und die hierbei erfolgende Contraction der Schale ganz so »wie die in der kalten Nacht sich bildenden und kreuz und quer verlaufenden sogenannten Hartborsten einer Eisfläche«.

Er vergißt aber andre Ursachen, so z. B. die Imbibition des Wassers durch die Eihülle, welche, wie wir bei *Lepidurus productus* gesehen haben, eine wichtige Rolle in dem Erscheinen der Alveolarstruktur der sekundären Eihülle bei diesem Krustentiere spielt.

Die letzte Arbeit über den Bau der Fortpflanzungsorgane und über die Entstehung der Eischalen bei den Phyllopoden ist die von Nowikoff (88).

Der Verfasser unterscheidet in den Ovarialwänden zwei Arten von Epithelzellen — Keimzellen und Secretzellen. Leider aber verfolgt er nicht die Umwandlung der Keimzellen in die Eier, und diese Keimzellen sind so den Secretzellen bei andern Phyllopoden ähnlich, daß man vielleicht noch warten muß, diesen Zellen diese Bedeutung beizulegen, um so mehr, da man bei dem kurzen Leben der ausgebildeten, geschlechtsreifen Phyllopoden über keine in futuro zu Genitalzellen werdenden Keimzellen sprechen kann.

Die fertigen Eier treten in die Follikelpedunculi oder Ovarialästchen, wie sie Nowikkoff bezeichnet, ein, »wo eine dünne Schicht von Ovarialsecret als Schale auf die Eioberfläche abgelagert wird«[2].

[1] 59, S. 46. [2] 88, S. 610.

Die weitere Bildung der Eischale schreitet in dem Centralkanale fort, »indem sich weitere Secrettröpfchen an die Anlage der Eischale ansetzen«.

»Endlich wird das beschalte Ei durch den Oviduct ausgestoßen, um in den Brutraum über dem Rücken des Tieres einzutreten. Diese Eier sind von einer dicken (bis 25 μ) Schale umgeben, deren Oberfläche halbkugelförmige Erhebungen zeigt.«

Die Schale zeigt regelmäßige Wabenstruktur.

Hier endigen die Untersuchungen über den Bau und die Entstehung der Eihüllen der Phyllopoden. Bis jetzt waren sie ausführlich bei *Branchipus grubei* von Brauer (57) und *Limnadia lenticularis* (88) von Nowikoff gemacht. Was aber die früheren Beobachtungen betrifft, so ließen sie noch vieles unerklärt.

Branchipus grubei ist aber eine Branchipodenart, welche ein eigentümliches Leben führt, indem seine Eier nicht, wie die der andern Branchipoden, auf der Wasseroberfläche schwimmen, sondern zugrunde sinken; auch *Limnadia* hat eigentümlich gebaute Eier und erscheint als ein nicht so verbreitetes Tier, wie z. B. *Apus cancriformis* oder *Lepidurus productus*. Also, meine ich, erscheint dieser Teil meiner Phyllopoden-Untersuchungen für die Wissenschaft nicht unnütz.

Jetzt gehe ich über zur Literatur der Schalenentstehung und des Schalenbaues bei den übrigen Crustaceengruppen.

Bei den Cladoceren beschäftigte man sich fast gar nicht mit dem Schalenbau, da hier wohl das Ephippium der Wintereier und die zu dünne Schale der Sommereier diese Frage nicht stellen ließen. Doch finden wir einige Andeutungen über diese Eihüllen bei einigen Verfassern. Ich habe dieselben bei Weismann (30), Grobben (31) und Lebedinsky (56) gefunden.

Weismann (30) schreibt allen Daphnoideneiern »eine Dotterhaut, d. h. eine cuticulare Erhärtung der äußersten Schicht des Eies, ein Umwandlungsprodukt des Protoplasma« zu[1]. Diese Dotterhaut ist strukturlos und sehr zart bei allen Sommereiern, so wie bei denjenigen Wintereiern, welche ins Ephippium eingeschlossen sind, aber bei den Daphniden, »deren Wintereier ins Wasser abgelegt werden, ist die Dotterhaut derber, entweder nur einfach verdickt, oder aber doppelschichtig und häufig noch mit einer accessorischen Hülle umgeben«. Hier sehen wir also eine primäre Hülle und auch eine diese umgebende sekundäre.

---

[1] 30, S. 174.



Grobben (31) sieht bei *Moina rectirostris* nur ein von dem in den Brutraum gelangten Eie abgeschiedenes dünnes, glänzendes, strukturloses Häutchen, das Dotterhäutchen.

Lebedinsky (56) findet bei *Daphnia similis* zwei Eihäute; »die äußere ist ein Chorion, die innere eine Dotterhaut«[1].

Bei den freilebenden Copepoden kennen wir schon seit Claus' ersten Arbeiten (10) eine Eihülle, welche Claus als Dottermembran deutet.

Von den späteren Forschern ist es Grobben (35), welcher bei dem *Cetochilus septentrionalis* die Entstehung dieser Hülle beobachtet, und ihre Ausscheidung von der Eioberfläche bewiesen hat. Spätere Beobachter kümmerten sich nicht um die Frage nach der Entstehung der Eihüllen bei den freilebenden Copepoden, doch finden wir bei einigen Verfassern, z. B. bei Häcker, welcher *Cyclops* und *Canthocamptus* erforscht hat (62) oder bei Malaquin, dessen Arbeiten über Monstrilliden den höchst interessanten evolutiven Parasitismus bei den Crustaceen kennen gelehrt haben (84), an den Abbildungen eine feine Eihülle, in welcher man sehr gut die Dotterhaut von Claus und Grobben erkennt.

Etwas anders stand die Sache bei den parasitischen Copepoden. Hier haben E. van Beneden (17), und derselbe zusammen mit Bessels (18), zwei Eihüllen gefunden, nämlich Chorion und Exochorion.

Einer der früheren Forscher, Kerschner (32), fand bei den Doropygen eine Eihülle, über deren Entstehung er aber sich nicht äußert, dieselbe gleicht seinen Beschreibungen nach mehr der Dottermembran. Der andre Notodelphyidenforscher Giesbrecht (37) bestätigt, daß die Eimembran schon in den Eisäcken, also nur von den Eiern selbst gebildet wird, während List (51) die Meinung äußert, daß die Eimembranen von Gastrodelphyiden von den Eileiterdrüsen ausgeschieden werden. Pedaschenko (68) findet bei *Lernaea* keine von E. van Beneden beschriebenen Eihüllen und Schimkewitsch (46, 80) erwähnt deren gar nicht, zeichnet aber auf seinen Abbildungen eine Hülle, die sehr der Dottermembran ähnlich ist, wie diese von Claus und Grobben abgebildet ist.

Die Eischale der Ostracoden, Crustaceen, welche eine der der Phyllopoden sehr ähnliche Lebensweise zeigen, ist wie bei diesen gebaut. Nach den Zeichnungen von Woltereck (82) sind die Schalen der Cypriden »sehr widerstandskräftig und stehen denjenigen der

[1] 56, S. 150.

Daphnidendauereier darin nicht nach. Auch gegen völlige Austrocknung bieten sie genügenden Schutz, wie durch einen Versuch bewiesen wurde«[1].

Die Cyprideneier werden von WOLTERECK als eine feste, Kalk enthaltende Schale tragende Eier beschrieben. Sie sollen aus »zwei Schichten mit dazwischen liegenden Hohlräumen« bestehen. »Diese Maschen oder Lamellen sind bei verschiedenen Arten verschieden entwickelt. Erst wenn das Ei abgelegt ist, treten die beiden Schichten auseinander, indem die Schale gleichsam ‚aufquillt' und die Hohlräume sich mit Wasser füllen.«

Über die Entstehung der Eischalen spricht aber WOLTERECK nicht. Wir finden darüber auch keine Angaben, weder bei G. W. MÜLLER (72) noch bei CLAUS (49 und 61). Nur schreibt CLAUS (49), daß der Oviduct der Cypriden »mittels seines Drüsenepithels ähnlich wie die Ovarialröhre der Insekten die Schalenhaut der aufgenommenen Eier absondert«[2].

Das Aufquellen der abgelegten Ostracodeneier, welches WOLTERECK schildert, ist derselben Erscheinung bei *Lepidurus productus* sehr ähnlich und hat dieselbe Ursache, da die Ostracoden auch temporär austrocknende Gewässer bewohnen. Wir können aber nicht sagen, ob es hier eine Dottermembran gibt.

Über die Cirripedien finde ich Angaben bei E. VAN BENEDEN (17), P. HOEK (29), NUSSBAUM (43) und GROOM (73). Alle diese Autoren sehen die Eihülle der Cirripedien als eine Dottermembran, d. h. eine primäre Hülle in unserm Sinne des Wortes an. GROOM (73) schreibt selbst, daß diese Hülle nur nach dem Auswerfen der Richtungskörper erscheint, also in keiner Weise anders, als vom Ei selbst gebildet sein kann.

Bei den Phyllocariden findet CLAUS (44) eine Eihülle, welche bei dem in den Brutraum eintretenden Eie »eine einfache ist und daher auch lediglich aus dem Dotter ausgeschieden sein kann«[3]. Der spätere Forscher der Entwicklung von *Nebalia* BUTSCHINSKY (76) sagt gar nichts über die Eihüllen, zeichnet aber auf seinen schematischen Figuren drei sehr eigentümliche Zellen, in welchen man vielleicht Reste von Chorion, von Nährzellen oder von ganz andern Gebilden vermuten kann.

Die rätselhafte Gruppe der Ascothoraciden war in dieser Richtung

[1] 82, S. 600.
[2] 49, S. 60.
[3] 44, S. 114.

gar nicht erforscht und nur bei KNIPOWITSCH (63) finden wir eine Erwähnung, daß die Eier von *Laura gerardiae* von einer ziemlich festen Hülle bedeckt seien.

Bei den Malacostraken sind die Deutungen der Eihüllen verschieden.

Bei den Schizopoden beschreibt BUTSCHINSKY, welcher *Paropodopsis cornuta* ausführlich untersucht hat, gar keine Eihüllen (48), während JOSÉF NUSBAUM bei *Mysis* eine sehr feine Eihaut schildert (42). Am andern Orte (41) bemerkt derselbe Verfasser an der Außenfläche des Dotters eine sehr dünne Schicht des homogenen Protoplasma, deutet sie aber nicht als eine künftige primäre Hülle, sondern als eine Anlage für das künftige Blastoderm.

Bessere Tatsachen haben wir für die andern Malacostraken, besonders für Macruren und Arthrostraken, von denen ziemlich viele als Untersuchungsobjekte gedient haben.

Wir haben gesehen, daß es schon RATHKE (2) und ERDL (4) waren, welche die Eihüllen beim Flußkrebse und dem Hummer um 1829 und 1843 beschrieben haben. Es dauerte aber noch lange, bis A. DOHRN (13) im Jahre 1867 dieses Thema wieder aufgenommen hatte.

Er beschrieb bei vielen Crustaceen, besonders aber bei *Asellus aquaticus*, *Scyllarus*, *Palinurus* und *Portunus* außer der äußeren Hülle eine wahre Dottermembran, wie SARS[1] bei den Isopoden.

E. VAN BENEDEN hatte, glaube ich, unrecht, diese Membran mit seiner »Blastodermcuticula« oder der Larvenhaut zu vergleichen. Die erste von ihnen ist von späteren Forschern nicht nachgewiesen, was aber die Larvenhaut beträgt, so differiert dieselbe so sehr von der Dottermembran, daß sie mit der letzten nicht zu verwechseln ist, und daß sie von SARS wirklich schon im Jahre 1867 gesehen war. E. VAN BENEDEN sieht seine »Blastodermcuticula« bei vielen Crustaceen, auch bei den höheren Malacostraken, wie bei *Crangon* (16)[2], doch gelingt es den späteren Forschern nicht sie immer zu sehen. Es scheint, daß diese Hülle von dem berühmten Forscher mit der wahren primären Hülle oder der Dottermembran vielmals verwechselt ist.

Bis zum Jahre 1885 habe ich keine Angaben über die Eihüllen und deren Entstehung bei höheren Malacostraken gefunden. In diesem Jahre erscheint die Untersuchung ISHIKAWAS (39). Der japanische Forscher beschreibt bei einem macruren Krebse, der *Atyephira*

[1] L. c.

[2] 16, S. 242, Separatabdruck S. 13.

compressa de Haan, eine wahre Dottermembran, welche von dem peripherischen Protoplasma des Eies — unsrer peripherischen Schicht — gebildet wird und welche von ihm mit einem indifferenten Namen »indifferent name«[1] primäre Eimembram »primary egg-membrane« — unsre primäre Eihülle — benannt wird. Im Oviduct wird durch die epithelialen Zellen, welche nach den Zeichnungen von Ishikawa[2] sehr an die Zellen der Follikelpedunkeln des *Lepidurus productus* erinnern, eine zweite Membran ausgeschieden, welche Ishikawa auch ganz indifferent eine sekundäre Membran »secondary egg-membran«[3] — unsre sekundäre Eihülle — nennt.

Weitere Forscher, welche die Entstehung und den Bau der Eihüllen bei den Malacostraken untersuchten, gaben fast dieselben Tatsachen wie Ishikawa, doch deuten sie dieselben nicht immer so, wie es Ishikawa will.

So beschreibt Cano (47) bei *Homola* zwei Eihüllen; er nennt die erste Chorion, während er die äußere von den im Receptaculum seminis sich befindenden Zellen, welche er Cementdrüsen »glandole di cimento«[4] nennt, bilden läßt. Die letzte Beobachtung scheint ganz richtig zu sein, während man an der ersten zweifeln kann, so wie an der Richtigkeit der Äußerung, daß zum Schlusse sich eine Blastodermhaut bilde — »in ultimo si forma l'involucro interno blastodermico«[5]. Hier fühlt man einen gewissen Einfluß der Autoritäten.

Bumpus (52) bestätigt die Angaben von Ishikawa auch für den Hummer. Hier haben die Eier eine primäre Hülle, welche von dem Secrete der Oviductzellen mit einer sekundären Hülle bedeckt wird, die so dicht an die primäre angelegt wird, daß sie beide zusammen eine Kapsel — »capsule«[6] bilden. Paul Mayer soll ebensolche Bildung bei *Eupagurus* gesehen haben, aber leider konnte ich den Band der Jenaer Zeitschrift, in dem diese Arbeit gedruckt ist, wegen seines Fehlens in Moskau nicht benutzen. Dieselben Verhältnisse sah Bumpus bei *Libissia*, dem *Crangon* soll aber die Dotterhaut fehlen.

Herrick beschreibt bei demselben amerikanischen Hummer in einer Schrift zwei (54), in der andern drei Eihäute (67). Er deutet sie aber ganz anders, als Bumpus. Er nennt die äußerste Membran eine Anheftungshaut, membrane of attachement[7]; sie wird von den Cementdrüsen, welche mit denen von Cano beschriebenen identisch

[1] 39, S. 403. [2] 39, Fig. 15. [3] 39, S. 403. [4] 47, S. 525.
[5] 47, S. 526. [6] 52, S. 228. [7] 54, S. 134—135.



sind, ausgeschieden. Diese Tatsache war von LEREBOUILLET im Jahre 1860 und BRAUN im Jahre 1875 bestätigt[1]. Die innere Eihülle wird als Chorion gedeutet, und was die innerste betrifft, so sieht sie HERRICK als eine dem Embryo, und nicht dem Eie angehörende Membran an. Diese Membran wird bei dem langen Leben des Embryos durch ihn absorbiert und ist bei dem Ausschlüpfen des Embryos nicht mehr zu sehen. HERRICK benennt diese Membran nicht als Larvenhaut oder als primäre, sekundäre oder einen gewissen Namen tragende Hülle, gibt ihr aber dieselbe Deutung, welche E. VAN BENEDEN vielen Eimembranen der Crustaceen gegeben hat; man muß in ihr die »Larvenhaut« der älteren Autoren sehen.

WELDON (65) erwähnt nur eine einzige delikate, transparente Hüllmembran bei *Crangon*, BUTSCHINSKY (69) verwechselt bei *Gebia* die Nomenclatur, indem er die transparente, elastische und dicke Haut, welche sich in einen Stiel fortsetzt, durch den die Eier an die abdominalen Extremitäten geheftet sind, Chorion nennt; solche Hülle ist ohne Zweifel von den Cementdrüsen gebildet, kann also nicht als Chorion, welches von den Follikelzellen abgesondert wird, angesehen werden. Bei *Iphinoë* findet BUTSCHINSKY, daß unter den Ovariumzellen es nicht nur Ei- und Nährzellen gibt, sondern daß einige von den Ovariumzellen auch an der Bildung des Chorion Anteil nehmen.

Also auch bei den Decapoden werden die Eihüllen auf zwei Weisen gedeutet, indem die einen Verfasser, wie ISHIKAWA und BUMPUS, die primäre Hülle als eine Dottermembran ansehen, die andern, wie HERRICK und BUTSCHINSKY, sie als Chorion auffassen.

Am meisten Material für die Eihüllenfrage lieferten die Arthrostraceen. Das findet Erklärung in dem Umstande, daß die ersten Forscher, welche diese Frage untersuchten, viel Aufmerksamkeit diesen Gruppen schenkten. So untersuchte MEISSNER (8) Isopoden, A. DOHRN (13) widmete ihnen viele Seiten, E. VAN BENEDEN (15) schrieb seine erste Hüllenuntersuchung über *Asellus aquaticus*, E. VAN BENEDEN und BESSELS (18) untersuchten meistenteils Amphipoden.

Wir kennen schon die Ansichten dieser Verfasser. In demselben Jahre wie die bekannte Arbeit von E. VAN BENEDEN und BESSELS, erschien eine Arbeit, in welcher FRAISSE (19) über die Eihaut des

[1] Diese Arbeiten waren mir leider, wie die von PAUL MAYER unzugänglich.

Entoniscus Cavolinii die Meinung äußert, daß sie als Secretionsprodukt der Kittdrüsen, welche aber nicht genau beschrieben werden, entsteht. Fünfzehn Jahre später erscheint eine Arbeit von CLAUS, den Tanaiden gewidmet (33), in welcher der Wiener Forscher bei *Apseudes Latreillii* Edw. zwei Eihüllen findet, von denen die eine aus der Epithelialbekleidung des Eies im Eierstocke entsteht, also als Chorion im Sinne E. VAN BENEDENS angesehen werden soll, der aber »eine zarte, aus dem Dotter ausgeschiedene Dottermembran anliegt« [1]. In demselben Jahre beschreibt NEBESKY (36) eine feine Dottermembran bei den sich im Ovarium befindenden Eiern von *Orchestia* und *Corophium*, aber eine zweite, sekundäre Membran hat dieser Forscher nicht beschrieben, obgleich man bei den Amphipoden der Adria dieselben »Zellplatten, welche sich zwischen die einzelnen Eier einschieben und sie zum Teil voneinander separieren« [2], wie sie bei *Asellus aquaticus* von E. VAN BENEDEN beschrieben sind, beobachtet. Es ist wahrscheinlich, daß wir auch hier ein Chorion haben.

WALZ (38) findet bei *Phryxus abdominalis* und weiter auch bei *Bopyrus squillarum* eine gut ausgebildete Dotterhaut, welche »unzweifelhaft als ein Produkt des Protoplasmas des Eies anzusehen« [3] ist.

Frau ROSSIJSKAIA-KOSCHEWNIKOWA und Frau KATHERINE WAGNER (45, 57 und 78), welche sich mit der Embryologie der pontischen Amphipoden beschäftigten, halten die einzige, das Ei von *Orchestia* und *Caprella* bedeckende Membran für ein Chorion (45); allein sie erwähnen sie entweder gar nicht, obgleich sie in den Abbildungen gezeichnet ist (78) oder geben ihr gar keinen Namen, wie bei *Sunamphitöe valida* (45), oder sagen endlich, wie es Frau ROSSIJSKAIA-KOSCHEWNIKOWA macht, daß es zwei Membranen an dem Eie von *Gammarus pulex* gibt, eine Dottermembran und eine Embryomembran. Man sieht hier keine begründete Meinung, und es scheint sicher, daß diesen Verfassern die embryologische Terminologie nicht ganz klar war, da die Frau ROSSIJSKAIA-KOSCHEWNIKOWA die Dottermembran Chorion nennt, indem sie schreibt [4]: »la membrane vitelline (chorion) du *G. pulex* est parfaitement homogène, de même que pour tous les autres amphipodes, de sorte que le ‚micropyle du chorion‘, mentionné par moi chez l'*Orchestia* et la *Sunamphitoë*, ne peut être autre chose que la coupe d'un pli de la membrane vitelline contracté par l'effet de la préparation . . .«

[1] 33, S. 60 (198). [2] 36, S. 29 (139). [3] 38, S. 45 (169). [4] 78, S. 4.



MacMurrich, welcher im Jahre 1892 bei dem Isopoden *Jaera* nur ein Hüllenchorion fand (64), beschreibt 1894 bei demselben Tiere zwei Hüllen (70), wie es schon vor zwanzig Jahren für *Oniscus murarius* Bobretzky (22) gezeigt hatte.

Dieser gründliche Verfasser gibt einen Beweis, daß wir es bei *Jaera* wirklich mit einem Chorion und einer primären Hülle, der Dotterhaut, zu tun haben, indem er solche Eier gefunden hat, wo die Richtungskörperchen zwischen den zwei Hüllen liegen, was beweist, daß die innere, primäre Hülle vom Eie selbst und nach dem Abstoßen der Richtungskörperchen abgeschieden wird.

In einer kritisch-historischen Übersicht sagt MacMurrich, daß den Crustaceen ein Chorion immer zukommt, daß es nur Ausnahmen sind, wenn, wie bei *Moina* und *Cetochilus* die Eier sich mit einer Dotterhaut begnügen.

In gewissem Sinne hat er Recht, nur muß er die Hüllen nicht als Dotterhaut und Chorion bezeichnen, sondern sie, wie es Ishikawa macht, als primäre und sekundäre Hüllen deuten oder, wie ich es vorschlage, als primäre, vom Ei abgesonderte, sekundäre — in den Genitalorganen entstandene, und tertiäre — von speziellen Organen ausgeschiedene Hüllen benennen.

Spätere Verfasser, wie Garbowsky (77), Roule (79) oder Miss Langenbeck (81) bringen keine neuen Tatsachen zur Entscheidung der Frage über die Eihüllen der Crustaceen.

Wenn wir jetzt fragen, wie es zur Zeit mit der Frage über den Bau und die Entstehung der Eihüllen bei Crustaceen steht, so kommen wir zu folgenden Schlüssen. Wir sehen bei vielen Crustaceen drei Arten von Hüllen der Eier — eine primäre Hülle, eine sekundäre und eine tertiäre.

Die primäre Hülle findet sich unter den Phyllopoden bei *Chirocephalus*, *Streptocephalus*, *Artemia*, *Apus*, *Lepidurus*, *Limnetis*, *Estheria*, *Leptestheria*; unter den Cladoceren bei *Moina*, *Daphnia similis* und andern Daphnoiden. Unter den freilebenden Copepoden begegnen wir der primären Eihülle bei *Cetochilus* und *Cyclops* und bei den Notodelphyiden nach Giesbrecht, während List bei den Gastrodelphyiden eine sekundäre Hülle erwähnt, Pedaschenko ihre Existenz, sowie die andrer Hüllen leugnet, und Schimkewitsch sie nur zeichnet, aber nicht beschreibt. Danach sehen wir, daß hier die Frage noch unentschieden bleibt, wenn schon ihre Existenz von so einem tüchtigen Forscher wie Giesbrecht bestätigt wird. Bei den Ostracoden war die Frage über die Existenz der primären Hülle noch

gar nicht aufgeworfen. Bei den Cirrhipedien beschreiben alle Beobachter eine primäre Hülle.

Danach ist bei dem größten Teile der Entomostraceen in der Regel eine primäre Eihülle vorhanden.

Bei den höheren Crustaceen steht die Frage unentschiedener. Auch hier treffen wir viele Forscher, welche die primäre Hülle der Eier anerkennen, und zwar sind es Forscher der neueren Zeit, wie Ishikawa, Bumpus, MacMurrich, während andre ihre Existenz leugnen.

Vermutlich wird man bei gründlicheren Untersuchungen auch bei diesen Krebstieren diese Hülle finden, wie sie von Macruren, Brachyuren und Arthrostraceen beschrieben ist.

Ich meine, daß diese primäre Eihülle bei allen Crustaceen sich finden wird, und daß wir es hier nicht mit den speziellen Stimulationen des Protoplasmas — »stimulation of the protoplasma« (70), wie es MacMurrich will, zu tun haben, obgleich Herbst gezeigt hat, daß, wie es MacMurrich beschreibt[1], einige chemische Reize, wie die von Benzol, Toluol oder Xylol eine Art Dottermembran an der Außenfläche der Zelle bilden. Ich bin weit entfernt, die Tätigkeit innerer chemischer Reize zu leugnen, doch glaube ich, daß wir hier die Frage nicht so scharf zu stellen haben, wie es Mac Murrich will, und daß bei weiteren, gründlichen Untersuchungen wir die primäre Eihülle, die Dottermembran, bei noch sehr vielen Crustaceen finden und ihr Vorhandensein als die Regel ansehen werden.

Was die andern Eihüllen betrifft, so finden wir nur wenige Crustaceen ohne sekundäre und tertiäre Eihüllen. Es sind solche Formen, deren Eier ganz frei im Plancton schwimmen, wie bei einzelnen Copepoden, oder die in Säcken mitgeschleppt werden, wie bei andern Copepodenformen, oder in Bruträume gelegt werden, wie bei den Cladoceren, den Cirripedien, mit einem Worte, solche Formen, deren Eier einen guten Schutz haben oder die frei in ungeheuren Massen von Wasser schwimmen.

Ganz anders steht die Sache bei andern Crustaceen-Formen. Hier sehen wir meistenteils äußere Eihüllen. Wenn wir dann, z. B. bei einigen Isopoden oder Amphipoden, Eier mit einer dünnen Eihülle untersuchen, so finden wir meistens auch eine zweite dünne Hülle. Wir können aber auch die Abwesenheit der äußeren oder

---

[1] 70, S. 70.

der inneren Hülle verstehen, da bei diesen Tieren die Eier in die Bruttaschen gelangen, wo sie gut geschützt sind und wo die sich entwickelnden Embryonen bis zur definitiven Bildung bleiben. Hier sind die doppelten Hüllen selbst nachteilig, und wenn solche erscheinen, so sind es Resultate von Erbeinflüssen, da die Arthrostraceen aller Wahrscheinlichkeit nach von stomatopodenartigen Vorfahren abstammen.

Die äußeren Hüllen zeigen ungleiche Zustände. Sie erscheinen entweder, wie bei den die Eier unter dem Schwanze tragenden Decapoden als sehr feste Häute, selbst Kapseln, welche das Ei mehr vor mechanischen als Schädigungen andrer Art schützen, oder es sind spezielle Einrichtungen zum Ertragen der Kälte, Hitze, der Austrocknung oder des Verweilens in aufschmelzenden Gewässern. Hier begegnen wir einem fast identischen Bau bei Tieren, deren Schalen vom Oviductepithel (Ostracoden), vom Epithel der Follikelpedunkel (Apodiden) oder von speziellen Eihüllendrüsen (*Chirocephalus diaphanus*) gebildet werden. Da haben wir ein gutes Beispiel des Parallelismus zwischen Bauarten von verschiedener Entstehung.

4. Hermaphroditismus beim Männchen von Lepidurus productus.

Ich hatte zweimal Gelegenheit gehabt, die Männchen von *Lepidurus productus* zu untersuchen. Das erste Mal habe ich ein Männchen in einer großen Zahl von weiblichen Exemplaren, einigen hunderten, gefunden. Die Tiere waren im April 1876 in den Rinnen und Pfützen der Gemüsegärten von Butyrki, einer Vorstadt Moskaus, gefangen, wo sie so zahlreich waren, daß von ihnen selbst die Rinnen, welche von den Rädern der Wagen auf den ungepflasterten Wegen stammten, gefüllt waren. Seitdem verschwanden die Tiere aus dieser Gegend vollständig, da die Gemüsegärten Häusern und Straßen Platz gemacht haben.

Die Tiere hatten seit 25 Jahren in Spiritus gelegen, waren schlecht konserviert und gelangten erst im Jahre 1901 in meine Hände. Das Männchen zeigte gut geformte acinöse Hoden mit Sperma gefüllt und stellte nichts Hervorragendes vor.

Das andre Exemplar war mir Mitte Mai 1906 vom Studenten Bogdan Lipinsky geliefert, welcher drei Exemplare *Lepidurus productus* bei Nemtschinowka, einer Eisenbahnstation der Moskau-Brester Eisenbahn, etwa zwölf Kilometer von Moskau entfernt, gefangen hatte. Die Tiere schwammen in einer fast vollständig ausgetrockneten Pfütze, die schon nach zwei Tagen ganz ausgetrocknet war.

Ich hatte die Tiere nicht näher angesehen und opferte sie für die Herstellung von Schnittserien. Ich warf die Exemplare in die Gemische von FLEMMING, TELLYESNITZKY und ZENKER und zerlegte das erste Exemplar in Querschnitte, das zweite in frontale Längsschnitte, das dritte in sagittale Längsschnitte. Die Schnitte waren dick, zwischen 10 und 15 μ; die Serien waren vollständig, fast ohne Verlust eines einzigen Schnittes angefertigt.

Beim Betrachten der Schnitte im Mikroskop erwies sich das in ZENKERS Flüssigkeit fixierte Exemplar als ein Männchen, das letzte beim näheren Studieren als ein Hermaphrodit.

Die Hoden sind seit KOZUBOWSKY (9), welcher zuerst die Männchen von Apodiden gesehen hat, ihrer äußeren Form nach gut bekannt; ich habe außer den Angaben von BERNARD (53, 58, 75) keine neueren Beschreibungen von ihnen gefunden.

Sie bestehen aus einem Kanal, dem an der dorsalen und lateralen, selten auch an der ventralen und dorsalen Wand viele Ästchen ansitzen. Die letzten zerteilen sich in zahlreiche, ziemlich weite Endzweige acinösen Charakters. Die regelmäßig kugeligen oder länglich-ovalen Endzweige sind ziemlich groß, sie messen nämlich im Durchmesser zwischen 0,13 und 0,21 mm und ihre Wände zeigen eine Dicke von etwa 0,01 mm.

Die *Ductus ejaculatorii* sind sehr dick, wenn sie von dem sie füllenden Sperma blasenartig angeschwellt sind. Sie messen dann im Durchschnitt ungefähr 0,4 mm, während ihr nicht angeschwellter, von den sphincterartig wirkenden Muskeln geschlossener Endabschnitt zehnmal so eng erscheint, mit 0,04 mm breitem Durchmesser.

Den Eindruck, welchen ein Schnitt durch die Hoden bei nicht starken Vergrößerungen (etwa 100 mal) macht, kann man an unsrer Figur 42 der Tafel XXIII wahrnehmen. Bei beiden von mir untersuchten Exemplaren waren die Hodenwände mit einem Epithel, welches schon ganz von Spermien gefüllt erschien, bekleidet (Taf. XXII, Fig. 42, 45, 49 *Tw*). An manchen Stellen traten von der Wand ins Innere des Hodens einzelne, etwa 0,002 mm messende Gruppen von Spermien, welche sehr eng zusammenhingen. Ich meine, daß es Spermatocyten sind, welche die Spermien bilden (Taf. XXIII, Fig. 49 *spc*). Solche Spermiengruppen wurden in einzelnen Stellen der Hoden, besonders in den kleineren, engeren Acini ziemlich oft gefunden, während man sie im centralen Kanale des Hodens (Taf. XXIII, Fig. 42 *c.ac.test*) fast niemals findet. Wenn es wirklich Spermatocyten sind, so ist ihr Fehlen im Centralteile des Hodens,

welcher als Sammelbassin des reifen Spermas anzusehen ist, ganz verständlich.

Die Spermien selbst erscheinen als winzige kreisrunde, scheibenartige Körperchen (Taf. XXIII, Fig. 49 *sp*). Ich gebe keine nähere Beschreibung dieser Elemente, da meine Schnitte zu dick waren und ich sie im nicht konservierten, frischen Zustande nicht gesehen habe. Ihre Größe schwankt zwischen 0,0002 und 0,0004 mm und in ihrem Innern unterscheidet man selbst bei mittelgroßen Vergrößerungen einen sehr kleinen, sich sehr lebhaft färbenden Kern. Solche Kerne erkennt man selbst an den bei der Vergrößerung von 260 mal aufgenommenen Photographien, welche zur Herstellung der Abbildungen 43 und 49 der Tafel XXIII dienten.

Ich kann nichts zu dem, was F. Brauer über die Verschiedenheiten im äußeren Bau zwischen den Männchen und Weibchen von *Lepidurus productus* schreibt (23), hinzufügen, und bestätige seine Angaben, daß bei *Lepidurus* die Männchen nicht kleiner, sondern größer als die Weibchen sind, und daß dieser Unterschied auch anderen Phyllopoden eigen ist. So sind bei *Leptestheria siliqua* die Männchen fast zweimal so groß wie die Weibchen, auch bei *Chirocephalus Josephinae*, *carnuntanus*, *diaphanus*, bei *Streptocephalus auritus* und *Branchipodopsis affinis* sind die Männchen größer und kräftiger gebaut als die Weibchen, und dieses Verhalten scheint sich bei den Phyllopoden als die Regel zu erweisen.

Auch sind die Männchen der Phyllopoden, welche ich im Leben untersuchen konnte, viel lebhafter als die Weibchen, was man auch nach den von F. Brauer publizierten Angaben über die Männchen von *Lepidurus productus* erwarten konnte.

Leider kann ich gar nichts über die Lebensweise und den äußeren Bau der mir vom Studenten Bogdan Lipinsky gebrachten Männchen von *Lepidurus* sagen. Ich wiederhole, daß das Exemplar ohne näheres Betrachten fixiert, konserviert, eingeschmolzen, tingiert war, und nur das Studium der Schnitte mich lehrte, daß ich es hier mit einem Männchen zu tun hatte.

Wenn man sich erinnert, daß v. Siebold, F. Brauer und andre Forscher tausende von Exemplaren von *Apus* durchgesehen haben, ohne Männchen zu finden, daß Kozubowsky (9), welcher das Glück hatte, die Männchen von *Apus cancriformis* im Juli zu finden, unter den 160 Exemplaren nur 16 Männchen traf, so versteht man wohl, warum ich die Tiere ohne nähere Betrachtung in Schnitte zerlegt habe. — Ich hatte dabei einen wichtigen Umstand nicht ins Auge



gefaßt. Das Frühjahr, sowie der Sommer des Jahres 1906 war in Centralrußland so ungemein heiß, daß alle phänologischen Erscheinungen um drei bis vier Wochen früher beobachtet wurden, als es gewöhnlich der Fall ist. — Da die Männchen von *Apus* und *Lepidurus* nach den Angaben von KOZUBOWSKY und BRAUER in einer späteren Zeit vorkommen, so wären die Verhältnisse der Wasserpfützen im Mai 1906 in der Umgegend von Moskau vielleicht als solche aus der Mitte Juni anzusehen gewesen, und so konnte man auch bei den Apodiden Männchen zu finden erwarten.

Schon bei kleineren Vergrößerungen, wie z. B. von 30mal, konnte ich in den Hoden des zweiten Tieres, sowohl in den Acini, als auch im Centralkanale sparsam zerstreute, mit BOEHMERS Hämatoxylin sich sehr lebhaft färbende Zellengruppen (Taf. XXIII, Fig. 42 und 49 *fl.test*) beobachten.

Diese Zellengruppen, von denen ich in den beiden Hoden 29 zählen konnte, waren sehr groß, ihre Durchmesser schwankten zwischen 0,09 und 0,04 mm und näherten sich sehr den Größen der Eifollikel bei den Weibchen, deren Follikeldurchmesser zwischen 0,127 und 0,18 mm schwankt.

Die Zellengruppen bestanden immer aus vier Zellen, was man an einigen Schnitten sehr gut wahrnehmen konnte (Taf. XXIII, Fig. 43). Eine der Zellen zeigte den scharf ausgesprochenen Charakter einer Eizelle, die drei übrigen den der Nährzellen.

Der Kern der ersten Zelle (Taf. XXIII, Fig. 43 *o.x*) enthielt zwei größere Kernkörperchen, was man bei den Eizellen von *Lepidurus productus* am häufigsten beobachtet; auch waren in seiner Flüssigkeit kleinere Chromatinpartikel zerstreut. Selbst die Größe des Kerndurchschnittes (0,00165 mm gegen 0,0016 der Fig. 20, Taf. XXII und 0,0019 der Fig. 52, Taf. XXIII) ist fast dieselbe, wie bei den wahren Eizellen des Eierstockes.

Dasselbe können wir auch über die Nährzellen sagen. Man vergleiche nur unter sich die Figuren 54 und 43 der Tafel XXIII.

Wir haben hier also wahre weibliche Geschlechtsprodukte in den Hoden des *Lepidurus productus*. Aber die Geschlechtsprodukte kommen nicht zur Funktion. Sie erfahren keine geschlechtliche Reife.

Sowohl die Kerne der Eizellen (Taf. XXIII, Fig. 43), als auch die der Nährzellen (Taf. XXIII, Fig. 42, 49, *nz*), erleiden einige Prozesse, welche als Degenerationserscheinungen gedeutet werden können.

Ihr Inhalt wird nämlich blasig, also werden sie von Flüssigkeit

gefüllt, die Chromatinpartikel werden weniger scharf kontariert, als ob sie zu zerfließen anfingen, die an den noch nicht degenerierenden Follikeln stark ausgesprochenen Kernmembranen (Taf. XXIII, Fig. 43) verschwinden.

Diese blasenartige oder vacuolenartige Degenerierung findet nicht nur in den Kernen statt, man beobachtet sie auch in dem Protoplasma, zuerst in der unmittelbaren Nachbarschaft der Kerne, später auch an andern Orten der Zelle.

Es ist wohl sicher, daß diese Follikel vollständig degenerieren; doch hatte ich keine Gelegenheit noch andre hermaphroditische Männchen von *Lepidurus* zu untersuchen.

Wir kennen viele Beispiele vom Hermaphroditismus bei den Crustaceen. So wissen wir seit lange, daß die Cirripedien hermaphroditisch sind. Später machten BULLAR und PAUL MAYER, sowie auch LEICHMANN Angaben über den Hermaphroditismus bei den Isopoden, besonders den parasitischen[1]. Bei den Cirripedien sind es aber Individuen, die als Weibchen mit den Formen des getrennten Geschlechts, welche als Hermaphroditen erscheinen, dasselbe kann man auch von den Isopoden sagen. Hier sind also auch die weiblich gestalteten Exemplare hermaphroditisch.

Aber auch bei männlich gestalteten Crustaceen findet Hermaphroditismus statt. Es sind nämlich *Orchestia* zwischen den Amphipoden (36), *Gebia* zwischen den Decapoden (55), und nun treffen wir den *Lepidurus* als Repräsentanten der Phyllopoden.

Schon vor Jahren schrieb KURZ[2], daß man bei den Daphniden, wenn man auf natürlichem Wege oder künstlich die von ihnen bevölkerten Wasserbehälter austrocknet, Männchen findet, von denen einige Spuren von Hermaphroditismus zeigen.

BERNARD (53, 58 und 75) hat eingehende Untersuchungen dem Hermaphroditismus bei Apodiden gewidmet. Er fand aber hermaphroditische Weibchen bei *Lepidurus glacialis*, sowie bei andern Apodiden. Seine Beschreibungen aber erweckten bei einigen Zoologen, hauptsächlich englischen, z. B. bei BENHAM (74) Zweifel, und da die Zeichnungen von BERNARD vieles zu wünschen lassen, so bleiben diese Zweifel noch bis zu unsrer Zeit. Meiner Meinung nach hat er vollkommen mit Recht in vielen Fällen, wenn auch nicht in allen, in seinen Präparaten Spermien gesehen. Ich glaube, daß wir

[1] Wir finden bei BERNARD (75) die vollständige Literatur dieser Frage.

[2] KURZ, Über androgyne Mißbildung bei Cladoceren. Sitzungsbericht der Wiener Akademie. LXIX. 1. Abth. 1874.

baldigst Beweise für Hermaphroditismus bei Weibchen der Apodiden bekommen werden, obgleich ich selbst, trotz aller Bemühungen, zwischen den mir zur Untersuchung dienenden zahlreichen Tieren keinen hermaphroditischen Weibchen begegnet bin.

Danach bestehen bei den Crustaceen, außer dem einseitigen pathologischen Hermaphroditismus, wie ihn LAVALETTE ST. GEORGES[1] beschrieben hat, folgende Formen des wahren Hermaphroditismus, d. h. solchen, wo der Hermaphroditismus als normale Erscheinung existiert, oder wo zwischen den Geschlechtselementen eines Geschlechts andre Geschlechtselemente vorkommen:

1. Crustaceen mit hermaphroditischen Weibchen (Cirripedien, einige Isopoden).
2. Crustaceen mit hermaphroditischen Männchen — *Orchestia*, *Gebia*.
3. Crustaceen mit hermaphroditischen Männchen und Weibchen — Apodidae.

Wenn wir bei den ersten einen physiologischen Hermaphroditismus finden, insofern als die Geschlechtsdrüsen vollständig funktionieren, bleibt es fraglich, ob hermaphroditische Männchen als physiologische Hermaphroditen angesehen werden können. Bei den Amphipoden gelangen nach NEBESKY (36) die weiblichen Elemente nicht zur Reife, für *Gebia* finde ich bei ISHIKAWA (55) keine Angaben über die Reife der weiblichen Produkte, was aber meinen Fall von Hermaphroditismus des Männchens von *Lepidurus productus* betrifft, so bleibt auch hier die volle Reife der weiblichen Geschlechtsprodukte aus.

Wir können also sagen, daß Hermaphroditismus der Männchen bei den Crustaceen potentiell erscheint, während er bei den Weibchen nach dem, was wir für Cirripedien, Isopoden und, nach den Angaben von BERNARD, auch für Apodiden kennen, ein wahrer, physiologisch funktionierender ist.

Was ist denn die Ursache solches potentiellen Hermaphroditismus? Ich glaube sagen zu können, daß es eine mütterliche Erbschaft ist, wobei die Männchen von *Lepidurus*, einer Gattung, in der die Weibchen so ungemein zahlreich gegenüber den Männchen erscheinen, von denselben auch die Fähigkeit zur Eibildung geerbt haben. Ferner glaube ich, daß die mütterlichen Geschlechtsorgane, als Organe einer weniger differenzierten und mehr produzierenden Stase, leichter als die männlichen zu vererben sind.

[1] LA VALETTE SAINT GEORGES, Innere Zwitterbildung beim Flußkrebs. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.



Von Bedeutung ist es, daß, wie es KURZ[1] zeigt und wie es für einige Tiergruppen, wie z. B. die Rotatorien, seit lange bekannt ist, sich sowohl Männchen als auch männliche Hermaphroditen bei mangelhaften Lebensbedingungen bilden. Das gilt auch vielleicht für die Crustaceen. Mein Fall von *Lepidurus*-Männchen war in solchen Bedingungen gefunden.

Wie wir sehen, liegt hier ein weites Feld zu experimentellen Untersuchungen, welche, an den leichter sich dem Experimente unterwerfenden Formen, z. B. den Cladoceren, gemacht werden können und die uns vielleicht die Ursache eines solchen Hermaphroditismus der Männchen erklären werden.

Mytniki bei Rusa (Gouvern. Moskau), den 6. August (23. Juli) 1906.

Literaturverzeichnis.

1. BÉNÉDICT PREVOST, Mémoire sur le Chirocephale. Anhang zu LOUIS JURINE, Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève. Genève et Paris 1820.
2. H. RATHKE, Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flußkrebses. Leipzig 1829.
3. N. JOLY, Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina) etc. Montpellier 1840.
4. M. ERDL, Sur le développement de l'œuf du Homard. Comptes rendus de l'Academie des sciences. Vol. XVII. Paris 1843.
5. Dr. LIÉVIN, Die Branchiopoden der Danziger Gegend. Danzig 1848.
6. P. J. VAN BENEDEN, Mémoire sur le développement et l'organisation des Nicothoés. Mém. de l'Acad. royale de Belgique. Vol. XXIV. 1849.
7. A. E. GRUBE, Bemerkungen über die Phyllopoden, nebst einer Übersicht ihrer Gattungen und Arten. Archiv f. Naturgesch. XIX. Jahrg. 1853.
8. G. MEISSNER, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Diese Zeitschr. Bd. VI. 1855.
9. A. KOZUBOWSKY, Über den männlichen Apus cancriformis. Archiv f. Naturgeschichte. Bd. XXIII. 1857.
10. C. CLAUS, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Archiv f. Naturgeschichte. Bd. XXIV. 1858.
11. R. BUCHHOLZ, Branchipus Grubii Dybowsky. Schriften der Königlichen physikal.-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. V. Jahrg. 1864.
12. FRITZ MÜLLER, Für DARWIN. 1864.
13. A. DOHRN, Die embryonale Entwicklung von Asellus aquaticus. Diese Zeitschrift. Bd. XVIII. 1866.
14. E. CLAPARÈDE, Studien an Acariden. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1867.

---

[1] L. c.

15. E. van Beneden, Observations sur le développement de l'Asellus aquaticus. Bulletin de l'Acad. Royale de Belgique. 2me série. Tom. XXVIII. 1869.
16. —— Développement des Mysis. Ibid.
17. —— Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines. Développement des genres Anchorella, Lernaeopoda, Brachiella et Hessia. Bull. de l'Ac. Roy. de Belgique. 2me série. Tome XXIX. 1870.
18. —— et E. Bessels, Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copepodes. Mémoires couronnées et des savants étrangers présentées à l'Academie Royale de Belgique. T. XXXIV. 1870.
19. P. Fraisse, Entoniscus Cavolinii n. sp. nebst Bemerkungen über die Umwandlung und Systematik der Bopyriden. Würzburg 1870.
20. C. Claus, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abh. d. Königl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen. Bd. XXVIII. 1873.
21. C. v. Siebold, Über Parthenogenesis der Artemia salina. Sitzungsber. der königl. Akademie der Wissensch. zu München. 1873.
22. N. Bobretzky, Zur Embryologie des Oniscus murarius. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
23. F. Brauer, Vorläufige Mittheilungen über die Entwicklung und Lebensweise des Lepidurus productus Bosc. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissensch. zu Wien. Erste Abtheilung. Bd. LXIX. 1874.
24. H. Ludwig, Über Eibildung im Thierreich. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Würzburg. 1874.
25. H. Nitsche, Über die Geschlechtsorgane von Branchipus Grubii (von Dybowsky). Diese Zeitschr. Bd. XXV. Supplement. 1875.
26. F. Spangenberg, Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Ibid.
27. F. Richters, Branchipus australis n. sp. Journal des Museum Godefroy. Heft XII. Hamburg 1876.
28. A. Weismann, Zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Über die Bildung von Wintereiern bei Leptodora hyalina. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.
29. P. P. C. Hoek, Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. IV. 1877—78.
30. A. Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. II. Die Eibildung bei den Daphniden. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877.
31. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. aus dem zool. Institute der Universität Wien u. der zool. Station in Triest. Bd. II. 1879.
32. L. Kerschner, Über zwei neue Notodelphyiden nebst Bemerkungen über einige Organisationsverhältnisse dieser Familie. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. XLI. Wien 1879.
33. C. Claus, Über Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. VII. 1886.
34. —— Über Lernaeascus nematoxys Cls. und die Philichthyden. Ibid.
35. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. III. 1881.

36. O. Nebeski, Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. III. 1881.

37. W. Giesbrecht, Beiträge sur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mitth. der Zool. Station zu Neapel. Bd. III. 1882.

38. R. Walz, Über die Familie der Bopyriden, mit besonderer Berücksichtigung der Fauna der Adria. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. IV. 1882.

39. Ishikawa, On the development of a Freshwater Macrurous Crustacean, Atyephira compressa de Haan. Quarterly Journal of microscopical Sciences. Vol. XXV. 1885.

40. C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und die Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. VI. 1886.

41. J. Nusbaum, Zur Embryologie der Schizopoden (Mysis chamaeleo). Biolog. Centralblatt. Bd. VI. 1887.

42. —— Zur Embryologie des Mysis chamaeleo. Nachrichten der Gesellsch. der Naturforscher in Odessa, russisch. — О. Нусбаумъ, Къ эмбріологіи Mysis chameleo. Записки Новороссійскаго Общества естествоиспытателей, Томъ XII. 1887.

43. M. Nussbaum, On the first Changes in the Fecundated Ovum of Lepas. Annals and Magazine of Natural History. Sixt series. Vol. I. 1888.

44. C. Claus, Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. VII. 1889.

45. M. Rossiiskaya, Études sur le développement des Amphipodes. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1889.

46. W. Schimkewitsch, Untersuchungen über die Fauna des weißen Meeres. II. Enteropis dubius. Arbeiten der Gesellsch. der Naturforscher zu St. Petersburg. Sektion für Zoologie und Physiologie. Bd. XX. 1889. Russisch. — В. Шимкевичъ. Наблюденія надъ фауной Бѣлаго моря. II. Enteropis dubius.

47. G. Cano, Morfológia dell' apparechio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1889—1891.

48. P. Butschinsky, Zur Entwicklungsgeschichte von Parapodopsis cornuta Czern. Nachr. der Gesellsch. der Naturforsch. in Odessa. Russisch. — П. Бучинскій, Къ исторіи развитія мизидъ. Исторія развитія Parapodopsis cornuta Czern. Записки новороссійскаго Общества естествоиспытателей. Томъ XV. 1890.

49. C. Claus, Über die Organisation der Cypriden. Anzeiger der Kaiserl. Akad. der Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. XXVII. Jahrg. 1890.

50. J. H. List, Über die weiblichen Geschlechtsorgane und die Eibildung bei parasitischen Copepoden (Gastrodelphyiden). Biologisches Centralblatt. Bd. IX. 1890.

51. —— Das Genus Gastrodelphys. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.

52. H. C. Bumpus, The Embryology of the American Lobster. Journal of Morphology. Vol. V. 1891.

53. H. Bernard, Hermaphroditismus bei Phyllopoden. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXV. Neue Folge. Bd. XVIII. Jena 1891.

54. F. H. Herrick, The Development of American Lobster. Zoolog. Anzeiger. Jahrg. XIV. 1891.

55. Ishikawa, On the Formation of Eggs in the testis of Gebia major. Zool. Anzeiger. Jahrg. XIV. 1891.

56. J. Lebedinsky, Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommerei. Ibid. Jahrg. XIV. 1891.

57. Catherine Wagner, Développement de la Melita palmata. Bull. de la Soc. Impér. des Natur. de Moscou. Nouv. série. Vol. V. 1891.

58. H. M. Bernard, The Apodidae. A morphological Study. London 1892.

59. A. Brauer, Über das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abhandl. der Königl. Akad. der Wissensch. zu Berlin. 1892.

60. C. Claus, Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Cyclops. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. X. 1892.

61. —— Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. Ibid. Bd. X. 1892.

62. V. Häcker, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrbücher. Abth. für Anatomie und Ontogenie der Thiere. Bd. V. 1892.

63. N. Knipowitsch, Materialien zur Kenntnis der Gruppe der Ascothoracida. Russisch. — Н. Книповичъ. Матеріады въ познанію группы Ascothoracida. St. Petersburg 1892.

64. MacMurrich, The formation of the germ-layers in the Isopod Crustacea. Zool. Anzeiger. Jahrg. XV. 1892.

65. W. F. R. Weldon, The formation of the germ-layers in Crangon vulgaris. Quarterly Journal of microscopical Sciences. Vol. XXXIII. 1892.

66. V. Häcker, Über die Entwicklung des Wintereies von Moina paradoxa. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. VII. 1893. (Diese Arbeit ist mir durch andre Verfasser bekannt, war mir aber unzugänglich.)

67. F. H. Herrick, Cement-Glands and Origin of Egg-membranes in the Lobster. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Sixt series. Vol. XII. 1893.

68. D. Pedaschenko, Eisegmentation und Bildung der Keimblätter bei Lernaea branchialis. Naturwiss. Rundschau. Russisch. 1893. — Д. Педашенко, Сегментазія яица и образованіе зародышевыхъ пластовъ у Lernaea branchialis. Вѣстникъ естествознанія. 1893.

69. P. Butschinsky, Untersuchungen über die Entwicklung der Malacostraken. Russisch. Nachr. d. Ges. d. Naturforsch. in Odessa. — П. Бучинскій, Наблюденія' надъ развитіемъ Malacostraca. Записки Новороссійскаго Общества естествоиспытателей. Томъ XIX. 1894.

70. J. P. MacMurrich, Embryology of the Isopod Crustacea. Journal of Morphology. Vol. XI. 1894.

71. J. E. S. Moore, Some points in the Origine of the Reproductive Elements in Apus and Branchipus. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXXV. 1894.

72. G. W. Müller, Ostracoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 21. Monographie. Berlin 1894.

73. P. T. Groom, On the Early Development of Cirripedia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXXV. 1895.

74. W. Blaxland Benham, The Male of Apus cancriformis. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Sixt series. Vol. XVII. 1896.

75. H. M. Bernard, Hermaphroditismus among the Apodidae. Ibid. Vol. XVII. 1896.



76. P. BUTSCHINSKY, Die Furchung des Eies und die Blastodermbildung der Nebalia. Zool. Anz. Jahrg. XX. 1897.
77. P. GARBOWSKY, Hyperienartige Amphipoden des Mittelmeeres. I. Teil. Die Sciniden. Berichte der Kommission für Erforschung des östlichen Mittelmeeres. Fünfte Reihe. XX. Zoologische Ergebnisse. IX. Denkschriften der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXIII. 1896.
78. M. ROSSIISKAIA-KOSCHEVNIKOWA, Étude sur le développement embryonnaire du Gammarus pulex. Bull. d. la Soc. d. Natur de Moscou. 1896.
79. L. ROULE, Études sur le développement des Crustacées. Annales des Sciences naturelles. Zoologie. VIII[e] Série. Tome I et II. 1896—97.
80. W. SCHIMKEWITSCH, Studien über parasitische Copepoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
81. C. LANGENBECK, Formation of the Germ Layers in the Amphipod Microdeutopus gryllotalpa Costa. Journal of Morphology. Vol. XIV. 1898.
82. R. WOLTERECK, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.
83. M. SAMTER, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina Lillj. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.
84. A. MALAQUIN, Le parasitisme évolutif des Monstrillides. Archives de zoologie experimentale et génerale. Série III. Tome IX. 1901.
85. A. OSTROUMOW, Über die Bedeutung des osmotischen Druckes im Prozesse des Eiverlassens von Nauplien der Artemia salina. Russisch. Arbeiten der Gesellschaft der Naturforscher zu Kasan. — А. Остроумовъ, О значеніи осмотическаго давленія въ процессѣ вылупленія Nauplius — овъ изъ икры Артеміи. Труды Казанскаго Общества естествоиспытателей. Казань 1901.
86. G. O. SARS, Descriptions of some Australian Phyllopoda. Archiv for Mathematik og Naturvidenskab. Bd. XVII. 1902.
87. C. ARTOM, Osservazioni generali sull' Artemia salina Leach delle Saline di Cagliari. Zool. Anzeiger. Jahrg. XXIX. 1905.
88. M. NOWIKOFF, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVIII. 1905.
89. WOLFGANG OSTWALD, Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Arch. f. Entwicklungsmech. der Organismen. Bd. XVIII. 1904.
90. V. HÄCKER, Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Zool. Abhandl. AUGUST WEISMANN zu seinem 60. Geburtstage 17. Januar 1894 gewidmet. Berichte der Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. VIII. 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ac.test, Acini des Testiculus;
as, äußere Schicht der Eihülle;
blc, Blastocöl;
blz, Blastulazellen;
c.ac.tes', centraler Teil des Testiculus;
cjt.pd, Bindegewebemembran des Follikelpedunculus;
dk, Dotterkörnchen;
drg, Eihüllendrüsen;
drk, Drüsenzellenkerne;
dr.od, Oviductdrüsenzellen;
dt, Dotter;
d.v, Dottervacuolen;
dzg, Drüsenzellengänge;
dzh, Eihüllendrüsenzellen;
ehp, Partikeln des Eihüllensecretes;
ei, Ei;
eik, Eikern;
ep.od, Epithel des Oviductus;
ep.ov, Epithel des Ovarium;
es, Eisack (Eitasche);
esw, Eisackwand;
eswe, Eisackwandepithel;
ex, Extremität;
ex.11, Wand der Extremität des elften Paares;
fl, Follikel;
fl.ep, Follikelepithel;
fl.test, Follikel im Testiculus;
gr.st, Grenzstreifen zwischen der peripherischen Zone des Eies und dem Dotter;
hp, Poren der Eihülle;
hz, Herz;
int, Darm;
is, innere Schicht der Eihülle;
kh, Kernhülle;
kl, Keimlager;
ks, Kernspindel;
kw, Körperwand;
m.ex, Extremitätenmuskeln;
m.l und *l m*, Längsmuskeln;
ms, mittlere Schicht der Eihülle;
nz, Nährzellen;
nz', eingeschluckte Nährzellen;
nzr, Nährzellenreste;
o, indifferente Zellen des Eierstockes;
od, Eileiter;
od', Aussackungen des Eileiters;
o.k, Eileiterpolster;
ov, Ovarium;
oz, Eizelle;
pd, Follikelpedunculus;
pd.z, Zellen des Follikelpedunculus;
pd.z.ex, Excret der Zellen des Follikelpedunculus;
p.h, primäre Eihülle;
pz, peripherische Zone des Eies;
qm, Quermuskeln;
s.h, sekundäre Eihülle;
sl.h, Schleimhülle;
sm, Sarcolemm;
sp, Spermien;
spc, Spermatocyte;
ss, Stäbchensaum des Darmepithels;
test, Testiculus;
T.w, Wand des Testiculus;
zl, Zellenreihen des Eierstockes.

Tafel XXI.

Fig. 1. Querschnitt durch das hinterste Ende des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae* Gr. Vergr. etwa 260/1. Flemm. Flüss., Safranin.

Fig. 2. Querschnitt des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae*, ungefähr 1,5 mm vor dem hintersten Ende. Vergr. und Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt des mittleren Teiles des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae*. Vergr. und Behandl. wie Fig. 1 und 2.

Fig. 4. Querschnitt des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae*, ungefähr 0,75 mm vor dem hintersten Ende. Vergr. und Behandl. wie Fig. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch *Chirocephalus Josephinae* im Niveau der Einmündung der Eileiter in den Eisack. FLEMM. Gem., Safranin. Vergr. 30/1.

Fig. 6. Querschnitt des vordersten Teiles des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae*. Vergr. und Behandl. wie Fig. 1.

Fig. 7. Querschnitt des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae*, ungefähr 0,3 mm vor dem hintersten Ende. Vergr. und Behandl. wie Fig. 1.

Fig. 8. Teil eines Schnittes durch das Ei von *Chirocephalus Josephinae*. ZENKERS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 350/1.

Fig. 9. Querschnitt des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae* im vorderen Dritteil. FLEMM. Gem., Safranin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 10. Schnitt durch ein Ei von *Chirocephalus Josephinae* im Morulastadium. APÁTHYS Sublimat, EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINS Dreifarbengemisch. Vergr. 260/1.

Fig. 11. Vier Zellen der Eihüllendrüse von *Chirocephalus Josephinae*. ZENKERS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 12. Teil eines Schnittes durch den Eierstock von *Chirocephalus Josephinae*. GILSONS Sublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 13. Querschnitt des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae* mit einem pathologisch deformierten Ei. FLEMM. Gem., Safranin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 14. Schnitt durch ein in den Eisack eingetretenes, aber von den Eihüllen noch unvollständig bekleidetes Ei von *Chirocephalus Josephinae*. FLEMMINGS Gemisch, Safranin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 15. Schnitt durch ein Ei von *Chirocephalus Josephinae* im Blastulastadium. ZENKERS Gemisch, HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 16. Schnitt durch ein Ei von *Chirocephalus Josephinae* im Blastulastadium. Osmiumsäure mit Holzessig reduziert. Vergr. etwa 260/1.

Tafel XXII.

Fig. 17. Querschnitt des Eierstockes von *Chirocephalus Josephinae* im vorderen Dritteil. FLEMMINGS Gemisch, Safranin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 18. Teil eines Längsschnittes durch den Eierstock von *Chirocephalus Josephinae*. ZENKERS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 19. Schnitt durch ein aus dem Eileiter in den Brutraum austretendes Ei von *Lepidurus productus*. TELLYESNITZKYS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 20. Längsschnitt des Eifollikels von *Lepidurus productus*. FLEMM. Gemisch, Safranin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 21. Schnitt durch zwei Eifollikel von *Lepidurus productus*. TELLYESNITZKYS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 22. Teil eines Schnittes durch den Eierstock von *Chirocephalus Josephinae*. GILSONS Sublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 23. Längsschnitt durch einen fortgeschrittenen Eifollikel von *Lepidurus productus*. TELLYESNITZKYS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 206/1.

Fig. 24. Querschnitt durch ein aus dem Follikel ausgetretenes Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINS Dreifarbengemisch. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 25. Teil eines Querschnittes durch den Eierstock von *Chirocephalus Josephinae*. GILSONS Sublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 26. Längsschnitt durch einen etwas mehr als den auf der Fig. 25

abgebildeten entwickelten Eifollikel von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 27. Teil eines Schnittes durch das im Follikelpedunculus befindliche Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 28. Schnitt durch den Eierstock von *Chirocephalus Josephinae*. Gilsons Sublimat, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 29. Schnitt durch ein reifendes Ei von *Chirocephalus Josephinae*. Zenkers Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 30. Teil eines Schnittes durch zwei in den Oviduct eingetretene Eier von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 31. Schnitt durch einen Secretklumpen im Eileiter von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 32. Schnitt durch einen Eifollikel von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 33. Längsschnitt durch ein zum Austreten aus dem Follikel fertiges Ei von *Lepidurus productus*. Tellyesnitzkys Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 34. Schnitt durch verschiedene Follikelpedunculi und ein im Follikelpedunculus sich befindendes Ei von *Lepidurus productus*. Tellyesnitzkys Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Tafel XXIII.

Fig. 35. Schnitt durch zwei sich im distalen Ende des Oviducts befindende Eier von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 36. Schnitt durch ein zum Austreten aus dem Eileiter fertiges Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 37. Teil eines Schnittes durch einen aufgetriebenen, kein Ei enthaltenden, aber das Eihüllensecret secernierenden Follikelpedunculus von *Lepidurus productus*. Tellyesnitzkys Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 350/1.

Fig. 38. Längsschnitt durch einen aufgetriebenen, kein Ei enthaltenden, aber das Eihüllensecret ausscheidenden Follikelpedunculus von *Lepidurus productus*. Tellyesnitzkys Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 39. Längsschnitt durch ein sich in dem Eisack befindendes Ei von *Chirocephalus diaphanus* im Blastulastadium. Alkohol, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 40. Schnitt durch ein reifes Ei von *Limnetis brachyurus*. Apáthys Sublimat, Ehrlich-Biondi-Heidenhains Dreifarbengemisch. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 41. Längsschnitt durch einen Eifollikel von *Limnetis brachyurus*. Apáthys Sublimat, Boraxkarmin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 42. Längsschnitt durch den Hoden von *Lepidurus productus*. Zenkers Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 100/1.

Fig. 43. Schnitt durch einen Eifollikel aus dem Hoden von *Lepidurus productus*. Zenkers Gemisch, Böhmers Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 44. Schnitt durch ein zum Austreten aus dem Eifollikel fertiges Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, Ehrlich-Biondi-Heidenhains Dreifarbenmischung. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 45. Schnitt durch ein sich im Brutraume schon ziemlich lange be-



findendes Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 46. Querschnitt durch ein sich in der Nachbarschaft der Einmündung des Eierstockes befindendes Ei von *Limnetis brachyurus*. FLEMMINGS Gemisch, Safranin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 47. Querschnitt durch ein aus dem Follikelpedunculus eben ausgetretenes Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 48. Längsschnitt durch einen Eifollikel von *Estheria tetracera*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 49. Schnitt durch den Hoden von *Lepidurus productus* mit einem degenerierenden Eifollikel. ZENKERS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 50. Teil eines Schnittes durch die Eihüllendrüse von *Streptocephalus auritus*. Essigsäuresublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 51. Schnitt durch ein eben in den Brutraum eingetretenes Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 52. Schnitt durch eine Eizelle von *Lepidurus productus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 53. Schnitt durch ein abgelegtes Ei von *Limnetis brachyurus*. APÁTHYS Sublimat, EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINS Dreifarbengemisch. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 54. Schnitt durch eine Nährzelle von *Lepidurus productus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 55. Schnitt durch ein abgelegtes Ei von *Artemia salina*. Osmium mit Holzessig reduziert, Dahlia-Violett. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 56. Teil eines Schnittes durch das Ei von *Lepidurus productus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 350/1.

Fig. 57. Teil eines Schnittes durch die Eihülle von *Apus cancriformis* Alkohol, Hämatoxylin. Vergr. etwa 350/1.

Tafel XXIV.

Fig. 58. Querschnitt durch ein Ei von *Streptocephalus auritus*, welches einen fertigen *Nauplius* enthält. APÁTHYS Sublimat, Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 59. Querschnitt durch den Eisack von *Streptocephalus auritus* mit zwei eben eingetretenen Eiern. ZENKERS Gemisch, Boraxkarmin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 60. Querschnitt durch einen noch leeren Eisack von *Streptocephalus auritus*. ZENKERS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 61. Schnitt durch ein sich im Blastulastadium befindendes Ei von *Branchipodopsis affinis*, bei welchem die sekundäre Eihülle nicht ausgebildet, sondern in Form von feinsten Kügelchen ausgeschieden war. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 62. Längsschnitt durch den Eierstock von *Streptocephalus auritus*. Essigsäuresublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 63. Schnitt durch ein Ei von *Branchipodopsis affinis*, welches von den ausgebildeten Eihüllen bedeckt ist. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 64. Querschnitt des Ovarium von *Chirocephalus carnuntanus* Br. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 65. Schnitt durch den Eierstock und den Eileiter von *Limnetis brachyurus*. APÁTHYS Sublimat, Boraxkarmin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 66. Querschnitt durch *Branchipodopsis affinis* im Niveau der Ausmündungen der Eileiter in den Eisack. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 30/1.

Fig. 67. Längsschnitt durch den Eierstock von *Streptocephalus auritus*. Essigsäuresublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 68. Querschnitt durch den Eierstock von *Chirocephalus carnuntanus*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 69. Zwei zerzupfte Zellen aus dem Eierstock von *Streptocephalus auritus*. ZENKERS Gemisch, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 70. Teil eines Längsschnittes durch das Ovarium von *Streptocephalus auritus*. Essigsäuresublimat, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 71. Querschnitt durch den Eierstock von *Daphnia magna*. APÁTHYS Sublimat, Hämatein. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 72. Schnitt zweier Zellen aus der Eihüllendrüse von *Streptocephalus auritus*. Essigsäuresublimat, Boraxkarmin. Vergr. etwa 350/1.

Fig. 73. Schnitt durch ein jüngeres, aber sich schon im Eisacke längere Zeit befindendes Ei von *Streptocephalus auritus*. APÁTHYS Sublimat, Hämatein. Vergr. etwa 260/1.

Fig. 74. Längsschnitt durch den Eierstock von *Branchipodopsis affinis*. Alkohol, BÖHMERS Hämatoxylin. Vergr. etwa 100/1.

Beiträge zur Kenntnis der Kiemenspaltenbildung der Ascidien.

Von

Paul Fechner

aus Bremen.

Mit Tafel XXV, XXXVI und 2 Figuren im Text.

Noch vor etwa 10 Jahren war man in bezug auf die Entstehung des Peribranchialraumes der Ascidien geteilter Ansicht. Während die einen Forscher annahmen, daß lediglich das Entoderm sich an der Bildung des Peribranchialraumes beteilige, behaupteten andre, die Peribranchialräume würden vom Ectoderm ausgekleidet. Nachdem nun diese Frage zugunsten der letzteren Ansicht als geklärt gilt, stellt sich eine ähnliche Meinungsdifferenz betreffs der Entstehung der Kiemenspalten heraus, weshalb ich auf Anregung des Herrn Prof. Dr. SEELIGER diese Frage einer eingehenden Untersuchung unterzog in der Hoffnung, sie ihrer definitiven Lösung entgegenzuführen.

Als Untersuchungsmaterial dienten *Ecteinascidia turbinata* Herdmann, *Polycyclus renieri* Lam., *Pyrosoma atlanticum* Péron und *Styelopsis grossularia* P. J. van Beneden, welche mir sämtlich in reichlicher Menge und wohl konservierten Exemplaren zur Verfügung standen. Das Material von *Ecteinascidia* stammt von der Insel Menorca, aus dem Hafen von Mahon, das von *Polycyclus* und *Pyrosoma* aus Rovigno bzw. Villa Franca; ersteres wurde von Herrn Prof. Dr. WILL gesammelt, während ich das der beiden letzteren Tiere der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. SEELIGER verdanke. Die Exemplare von *Styelopsis grossularia* wurden in der Ostsee, einige Seemeilen vor Warnemünde, gefischt und von mir selbst konserviert.

Als Fixierungsflüssigkeiten sind Sublimat, Formol, Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, schwache Chromsäure und Osmiumsäure verwendet worden.

Nachdem der Kiemenkorb der Ascidien das nach SEELIGER (BRONNS Klassen und Ordnungen III. Bd. Suppl. Tunicata) allen Ascidienlarven zukommende Stadium mit zwei Kiemenspalten jederseits durchlaufen, weicht die weitere Entwicklung des Kiemenkorbes, wie ich, mit Rücksicht auf die nachfolgenden Befunde, SEELIGER durchaus bestätigen kann, nach zwei verschiedenen Richtungen auseinander. Der erste Entwicklungsmodus ist dadurch charakterisiert, daß die neu auftretenden Kiemenspalten (Spiracula) durchaus selbständig und unabhängig von den bereits vorhandenen entstehen. Beim zweiten Entwicklungsmodus dagegen werden nur sehr wenige selbständige Perforationen angelegt, und diese selbst bilden den Ausgang für alle neuen Spalten, die teils durch Teilung, teils durch Abschnürung von den zuerst angelegten entstehen.

Über die Entstehung der Kiemenspalten nach dem ersten Typus liegt nur eine sehr geringe Literatur vor. Im wesentlichen beruht sogar unsre gesamte Kenntnis von demselben auf den Arbeiten SEELIGERS (16), nach welchen bei den Larven sämtlicher Synascidien (*Botryllus* und *Thylacium* ausgenommen), sowie bei allen Ascidienknospen die Kiemenspalten als selbständige, voneinander unabhängige Perforationen auftreten. Selbst die Knospen solcher Ascidienformen sind hiervon nach SEELIGER nicht ausgenommen, deren Larven hinsichtlich der Kiemenspaltenbildung dem zweiten Modus folgen.

DAMAS (Contribution à l'étude des Tuniciers. Archives de Biologie XX. 1904) kann hier insofern angezogen werden, als er — wenigstens für die dritte Kiemenspalte bei *Molgula*, sowie für die ersten 15 Kiemenspalten bei *Styelopsis* — eine selbständige Entstehung dartut, dann aber annimmt, daß alle weiteren Kiemenspalten und Kiemenspaltenreihen durch Teilung aus diesen ersten, die er als Protostigmata bezeichnet, entstehen.

Gegenüber dieser positiven Angabe nimmt JULIN (9) in einer umfangreichen, 1904 erschienenen Arbeit über die Phylogenie der Tunicaten einen völlig negierenden Standpunkt ein. Er leugnet das Vorkommen der selbständigen Entstehung überhaupt. »Or, mes recherches actuelles,« so lauten seine eigensten Worte, »démontrent que ce second mode de formation des stigmates branchiaux n'existe pas.« Dieser Widerspruch JULINS wird noch dadurch in ein besonders grelles Licht gerückt, daß die Untersuchungen des belgischen Forschers außer auf den Gattungen *Perophora* und *Distaplia* vor allem auch auf *Clavellina*, also auf demselben Objekt basieren, an dem SEELIGER seine Beobachtungen angestellt hat. Nicht selbständig, wie letzterer es will, sollen die Kiemen-

spalten der *Clavellina* entstehen, sondern sämtlich sich entwicklungsgeschichtlich ableiten lassen von den zwei primären Spaltenpaaren, die er als wahre »fentes branchiales« (= primäre Protostigmata von SELYS und DAMAS) bezeichnet. Zwar kann JULIN einen Zusammenhang der neuen Spaltenlumina mit den alten nicht erweisen, doch soll nach ihm das Epithel, das die neuen Spalten umgrenzt, von dem Epithel der bereits bestehenden, in letzter Instanz also von dem der beiden primären Spaltenpaare sich ableiten. Dementsprechend läßt er dann alle in einer Reihe liegenden Spaltanlagen durch einen Querstreifen verdickten Kiemendarmepithels miteinander verbunden sein.

Wenn nun auch SEELIGER in Veranlassung dieses Widerspruchs bei Bearbeitung des Bandes »Tunicata« in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs die Verhältnisse bei *Clavellina* aufs neue einer eingehenden Untersuchung unterzogen und die Darstellung JULINS in bezug auf die erörterten Punkte als irrig erwiesen hat, so zeigen doch diese Kontroversen nichtsdestoweniger, wie sehr neue Untersuchungen über die Kiemenspaltenbildung der Ascidien im gegenwärtigen Augenblick am Platze sind.

Beim zweiten Typus der Kiemenspaltenbildung, bei dem die definitiven Spiracula sich sämtlich von wenigen primären Spalten herleiten, aus denen sie durch Teilung und Spaltung entstehen, tritt nach einem meist schnell vorübergehenden Stadium mit zwei Spaltpaaren ein solches mit drei Paaren von Spalten auf, die in der neueren Literatur als primäre Protostigmata bezeichnet werden und sich zu sehr langen, fast die ganze Breite des Kiemendarmes einnehmenden Querschlitzen ausdehnen. Aus der Teilung jeder der primären Protostigmata entstehen dann im ganzen sechs Querschlitze, die sekundären Protostigmata (= Primärstigmata VAN BENEDENS). Indem sodann die sekundären Protostigmata sich wiederholt senkrecht zu ihrer Längserstreckung teilen, entstehen die sechs ersten Querspaltstreifen, deren jede 12 bis 18 Spiracula aufweist.

1. Ecteinascidia turbinata Herdmann.

Ich beginne meine Schilderung mit *Ecteinascidia turbinata*, einer Mittelmeerform, die als Beweis für die Existenz des ersten Kiemenspaltenbildungstypus von besonderem Werte sein dürfte. Während selbst bei *Clavellina*, bei der SEELIGER das Vorkommen dieses Modus dargetan, die selbständige Entstehung der Kiemenspalten zwar die vorherrschende, doch nicht die alleinige Form der Kiemenspaltenbildung darstellt, indem bei der Bildung neuer Spaltreihen die Teilung

bestehender Spalten ebenfalls vorkommt, so wird sich aus der Schilderung der entsprechenden Verhältnisse bei *Ecteinascidia* ergeben, daß hier der erste Bildungstypus, d. h. die selbständige Entstehung sämtlicher Kiemenspalten ganz rein durchgeführt ist.

Ich beginne meine Darstellung mit einer etwa $2^1/_2$ mm langen, in Fig. 1 abgebildeten Knospe, deren Ingestions- (*i*) und Egestionsöffnung (*e*) beide noch nicht zum Durchbruch gekommen sind, so daß also die Knospe in bezug auf Atmung und Nahrungsaufnahme noch vom Muttertier abhängig ist. In der angezogenen Figur sieht man die Kiemenspalten in zwei Gruppen auf den Kiemendarm verteilt. Die größere Gruppe nimmt den mittleren Teil des Kiemensackes ein und wird von im ganzen neun Reihen gebildet, die, annähernd parallel verlaufend, den Darm dorsoventral umgürten. Im ganzen sind die Kiemenspalten der mittleren Reihe am größten, um sowohl gegen das Vorder- wie auch das Hinterende an Größe abzunehmen. Jedenfalls weisen die beiderseitigen Endreihen die kleinsten und mithin auch die jüngsten Kiemenspalten auf. Die höchste Zahl der in einer Querreihe aufgefundenen Kiemenspalten beträgt acht (Reihe 7), andre Reihen weisen sieben, sechs, fünf Kiemenspalten auf und in der obersten sind sogar nur vier angelegt. Die Verschiedenheit der Zahl dürfte sich teils durch das Alter der Reihen, teils dadurch erklären, daß innerhalb der einzelnen Reihen Unregelmäßigkeiten in bezug auf die Zeit des Auftretens der einzelnen Kiemenspalten bestehen. So finden wir z. B. in manchen Reihen (3, 4, 6) zwischen einzelnen Kiemenspalten Zwischenräume, die doppelt so groß als diejenigen zwischen den benachbarten sind, so daß man wohl mit Rücksicht auf die spätere gleichmäßige Anordnung anzunehmen berechtigt ist, daß hier die Kiemenspaltenbildung nur verzögert ist. Auch innerhalb der einzelnen Reihen weisen die Größenverhältnisse allerlei Verschiedenheiten auf. Während sie in Reihe 7 alle von ziemlich gleicher Größe sind, finden wir manche andre Reihen, innerhalb welcher neben oder zwischen größeren sich kleinere finden, die sich oft erst als die erste erkennbare Anlage einer Kiemenspalte dokumentieren, was allerdings bei dem geringen Maßstab der Figur nur unvollkommen zum Ausdruck kommen kann.

Die Anordnung der Spalten auf dem betreffenden Stadium von *Ecteinascidia* wird nun dadurch zu einer besonders bemerkenswerten, daß außer der eben beschriebenen größeren Gruppe, durch einen weiten, spaltenlosen Raum von ihr getrennt, noch eine einzelne Reihe von im ganzen fünf Spalten am hintersten Ende des Kiemensackes vorkommt, die an Größe etwa den größten der Mittelgruppe gleichen und daher

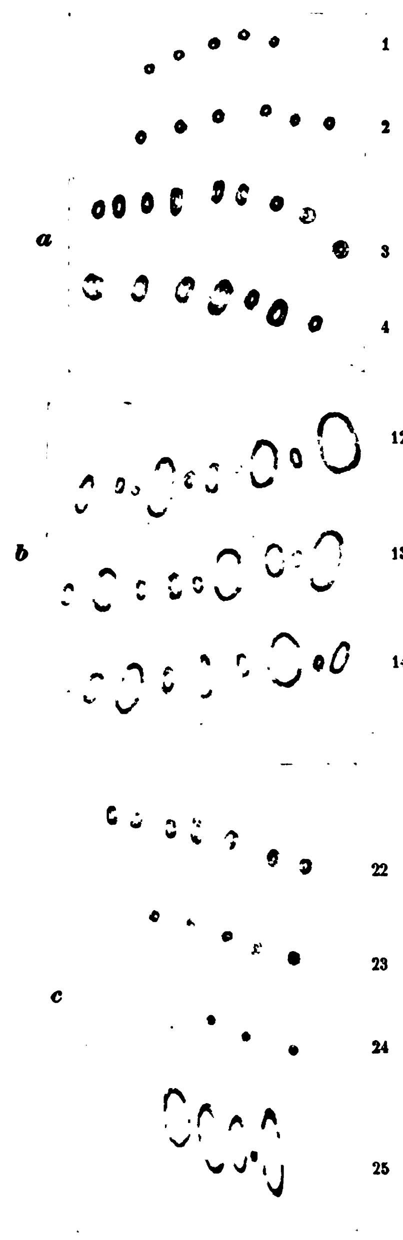
mit diesen wohl gleichalterig sein dürften. Die weite Entfernung beider auch künftig sich ganz verschieden verhaltenden Gruppen beweist jedenfalls ihre völlige genetische Unabhängigkeit voneinander.

So finden wir also bei *Ecteinascidia* auf diesem Stadium eine Anordnung der Kiemenspalten, wie sie eigenartiger nicht gedacht werden kann und bisher noch bei keiner andern Ascidie beobachtet wurde.

Da in meinem Material jüngere Knospen fehlten, so lassen sich aus der vorliegenden Figur natürlich nur ungefähre Schlüsse auf die Reihenfolge im Auftreten der Spalten und Reihen ziehen. Sicher dürfte wohl sein, 1) daß die einfache Reihe der hinteren Gruppe gleichalterig mit einer oder einigen mittleren Reihen der vorderen Gruppe ist, 2) daß die Vermehrung der Reihen nur am vorderen und hinteren Ende der vorderen Gruppe stattgefunden hat, 3) daß auch innerhalb der einzelnen Reihen die Spalten durchaus nicht gleichalterig sind, sondern neben und zwischen älteren (z. B. Reihe 3, 2, 8) neue auftreten können, 4) daß das Neuauftreten von Spalten innerhalb einer Reihe ohne erkennbare Regelmäßigkeit vor sich geht: weder das dorsale noch das ventrale Ende der Reihe ist bevorzugt, sondern die neuen Spalten treten meistens intercalar auf, ebenfalls ohne Spur irgendwelcher Regelmäßigkeit.

Sehr interessant für die Beurteilung der hier zunächst ins Auge gefaßten Vermehrung der Spaltreihen ist nun der Vergleich des eben behandelten Stadiums mit den Oberflächenbildern eines älteren von im ganzen 25 Spaltreihen (Fig. 5 *a*—*c*), die den Kiemendarm vollständig bedecken, so daß nunmehr die Zwischenräume zwischen den beiden Regionen des vorigen Stadiums in Wegfall kommen (Fig. 5 *c*), und auch die Kiemenspalten nach vorn sich bis in die vorderste Region des Peribranchialraumes erstrecken. Trotzdem aber beide Kiemenspaltenregionen unmittelbar aneinander grenzen, hat die Abgrenzung und Unterscheidung beider keineswegs an Schärfe verloren.

Die hinterste Region (Fig. 5 *c*) besteht nach wie vor im wesentlichen aus einer Reihe von Spalten (25 in Fig. 5 *c*), die nur dorsalwärts sich auf eine kurze Strecke zweireihig gruppieren. Die Zahl der Kiemenspalten hat sich innerhalb dieser Region von 5 auf 13 vermehrt, und außerdem haben die einzelnen Spalten, mit Ausnahme einzelner erst in Anlage begriffener (ks_1, ks_2), mit dem Größenwachstum des Gesamttieres an Größe zugenommen und kommen in dieser Beziehung nach wie vor den mittleren Kiemenspalten der vorderen Region gleich (13, 14 in Fig. 5 *b*), sind aber um ein Vielfaches größer als die hintersten Kiemenspalten (24 in Fig. 5 *c*) letzterer Region, wodurch eben die scharfe Abgrenzung beider Regionen ermöglicht wird.



Textfig. I.
Oberflächenbilder eines Kiemendarmes einer etwa 5 mm langen Knospe von im ganzen 25 Spaltreihen, die den Kiemendarm vollständig bedecken. Fig. I *a* vier Kiemenspaltenreihen der obersten, Fig. I *b* vier der mittleren, Fig. I *c* der untersten Region. Oc. 2, Obj. 4.

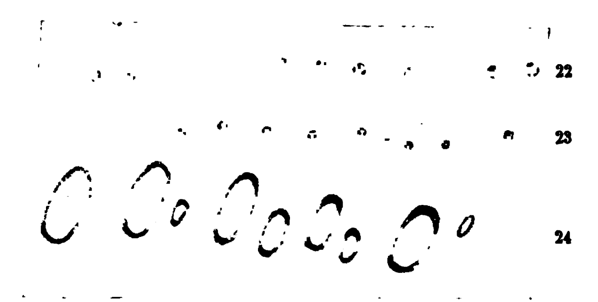
Die Vermehrung der Kiemenspaltenreihen auf der Oberfläche des Kiemendarmes fällt also ausschließlich auf Rechnung der an Umfang zunehmenden vorderen Region, innerhalb welcher sich die Reihenzahl vom vorigen Stadium zum vorliegenden von 9 auf 24 erhöht hat.

Da die Spaltengröße der einzelnen Reihen in der Mitte dieser Region am bedeutendsten ist (Fig. 5 *b*), nach vorn (Fig. 5 *a*) und hinten (Fig. 5 *c*) aber allmählich abnimmt, so ergibt sich auch aus diesem Stadium, 1) daß an der Vermehrung der Reihenzahl nur die vordere Region beteiligt ist, 2) daß die neu entstehenden Reihen ausschließlich am vorderen und hinteren Ende dieser Region auftreten.

Fast noch klarer als in der eben geschilderten Figur treten die besprochenen Verhältnisse, im besonderen die allmähliche Größenabnahme der Kiemenspaltenreihen der vorderen Regionen, von der Mitte nach beiden Enden hin an Textfig. I *a—c* hervor. Dieselbe stellt gleichfalls Oberflächenbilder des Kiemendarmes eines gleichaltrigen Stadiums mit 25 Spaltenreihen dar. Wegen des Umfanges des Kiemensackes sind, wie bei voriger Figur, auch hier nur die vordersten vier (Textfig. I *a*), die mittleren drei (Textfig. I *b*) und die hintersten vier Spaltenreihen (Textfig. I *c*) zur Abbildung gekommen.

Von der hintersten, auch hier nur aus einer Spaltenreihe bestehen-

den Region (25 in Fig. I *c*) waren hier allerdings nur vier Spalten und eine Spaltenanlage zu übersehen, weil die übrigen durch Faltenbildung und den Verdauungstractus verdeckt waren, aber diese vier sichtbaren Spalten genügen doch, um den außerordentlich bedeutenden Größenunterschied gegenüber Reihe 24, der jüngsten und drei Spaltanlagen aufweisenden Reihe der vorderen Region darzutun. Die jüngsten Spaltreihen am Vorderende der vorderen Region findet man in Fig. I *a*, in der Reihe 1 ebenfalls erst fünf winzige Spaltanlagen aufweist. Von den ältesten Spaltreihen der vorderen Region sind drei in Fig. I *b* abgebildet; die vollentwickelten Spalten derselben haben fast die gleiche Größe wie die Spalten der hinteren Region (25 in Fig. I *c*). Besonders deutlich aber erkennt man an Fig. I *b* das intercalare Auftreten neuer Spalten in den Zwischenräumen zwischen alten, bereits recht ansehnlichen.



Textfig. II.
Die hintersten drei Spaltreihen einer Knospe mit im ganzen 24 Spaltreihen.

Schließlich gebe ich in Textfig. II noch eine Abbildung der hintersten Spaltreihe einer Knospe mit 24 Spaltreihen, besonders um die in voriger Figur nicht ganz übersehbare hintere Region noch einmal einwandsfrei zu demonstrieren. Man erkennt, daß diese Region immer einreihig bleibt und ihre Spalten sich auf diesem Stadium durch ihre Größe ganz bedeutend von den letzten der vorderen Region (23 in Fig. II) abheben.

Die im vorstehenden geschilderten Verhältnisse des Kiemendarmes erfahren nun eine um so größere Veränderung, je mehr wir uns dem definitiven Zustand nähern. Ist die definitive Reihenzahl hergestellt, so beobachten wir, außer intercalar neu auftretenden Spalten, nur noch das Größenwachstum der Spalten selbst als einzige Veränderung des Gesamtbildes. Haben die ältesten Spalten ihre Maximalgröße erlangt, so verharren sie natürlich in diesem Zustand, die Spalten der jüngeren Reihen folgen aber allmählich im Wachstum nach, bis im ausgebildeten Zustand dann die Spalten in sämtlichen Reihen ihre Maximalgröße

gewonnen haben. Damit hört dann natürlich ein Unterschied der Spalthöhe der einzelnen Reihen allmählich ganz auf, und auch der Unterschied zwischen den früher unterscheidbaren beiden Regionen ist vollständig geschwunden. So sind auf dem Kiemendarm, von dem die Fig. 6 einige mittlere Reihen darstellt, alle Reihen von annähernd gleicher Spalthöhe.

Auch nach Herstellung der definitiven Reihenzahl hat jedoch die Neubildung von Spalten keineswegs aufgehört. Wie in den Fig. 5, *I* und *II*, treffen wir auch im ausgebildeten Zustand, wie ihn Fig. 6 darstellt, noch immer neu sich bildende Spaltanlagen zwischen den alten Spalten an. Wie bisher, treten sie auch ferner intercalar auf und fallen natürlich an diesem alten Stadium um so mehr als Neubildungen auf, als sie durch ihre Kleinheit um so bedeutender mit den alten Spalten kontrastieren müssen, je größer diese letzteren inzwischen geworden sind (*ks* in Fig. 6).

Was nun endlich die von JULIN für *Clavellina* und andre Ascidien behauptete genetische Beziehung der jungen und alten Spiracula, sowie auch der neu auftretenden Reihen zu den bisher existierenden anlangt, so muß ich gestehen, daß ich für *Ecteinascidia* auch nicht die leiseste Andeutung einer solchen auffinden konnte. Teilungsstadien von Kiemenspalten kommen, so viel Präparate ich auch zu dem Behuf durchgesehen habe, überhaupt nicht vor, weder zur Vermehrung der Spaltenzahl, noch zur Bildung neuer Spaltreihen. Aber auch die von JULIN für *Clavellina* behaupteten verbindenden Epithelleisten zwischen den einzelnen Kiemenspalten bzw. ihren Anlagen fehlen gänzlich, und wenn man in den verschiedenen Oberflächenbildern die zwischen den bereits bestehenden Kiemenspalten auftretenden Neuanlagen genau untersucht, so kann man nur konstatieren, daß sie durchaus selbständige Bildungen sind und mit den alten nicht in dem geringsten Zusammenhang stehen.

Um zu zeigen, in welcher Weise sich die bei der Bildung der Spalten innerhalb jeder Anlage abspielenden Zellverlagerungen im Flächenbilde darstellen, habe ich in Fig. 2 einen Teil der mittleren Region des oben besprochenen Kiemendarmes von Fig. 1 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Jede Spaltanlage erscheint als ein dunkel gefärbter, rundlicher Haufen von an sich unregelmäßigen und noch ungeordneten Zellen (*ks*), die erst kurz vor dem Durchbruch einer Spaltöffnung sich im Kreise anordnen, in dessen Mitte sodann das Lumen auftritt (ks_1).

Ähnliche Bilder ergeben auch die jungen Spaltanlagen von ausgebildeten Tieren (Fig. 6). Die in dieser mit *ks* bezeichneten beiden

Neubildungen habe ich in Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Man sieht, wie beide, vollständig unabhängig voneinander und von dem Epithel und Lumen der benachbarten großen Spalten, intercalar zwischen diesen sich bilden. Während *ks* noch als unregelmäßiger Zellhaufen erscheint, beginnen bei ks_1 die Zellen sich schon im Kreise zu ordnen, woraus hervorgeht, daß letztere Spaltenanlage älter und entwickelter ist, als die andre.

Zu dem gleichen Resultat kommt man, wenn man die Anlagen auf Schnitten untersucht. Die Bilder von Fig. 3 und 4, die etwa $2^1/_2$ mm langen Knospen entnommen wurden, zeigen solche Spaltanlagen auf dem Durchschnitt. In Fig. 3, welche die jüngsten Spaltanlagen aufweist, treffen wir das Entoderm (*en*) des Kiemensackes als ein gleichmäßig dickes Epithel von niedrigen Cylinder- bzw. kubischen Zellen an. Die rundlichen, relativ großen Kerne, zwischen denen die Zellgrenzen nur hier und da sichtbar sind, sind durch Zwischenräume voneinander getrennt, und nur an den Spaltanlagen selbst liegen sie dicht aneinandergedrängt. Von den beiden Spaltanlagen ist die eine (*ks*) am lehrreichsten für das Verständnis des Entstehungsprozesses. Wir sehen, wie an der betreffenden Stelle das entodermale Kiemendarmepithel (*en*) eine kurze, taschenförmige Ausstülpung gegen die innere Wandung des Peribranchialraumes getrieben hat; diese letztere, dem Ectoderm (*ec*) angehörig, wird von einem äußerst niedrigen Plattenepithel gebildet, das nur in größeren Zwischenräumen Anschwellungen erkennen läßt, die durch die Lage der Kerne bedingt werden. Während bei den Ascidien sich im allgemeinen beide Keimblätter, sowohl das Entoderm des Kiemensackes, wie das Ectoderm der inneren Peribranchialwand, an der Bildung der Spalten beteiligen, so sehen wir hier die Spaltenanlage ausschließlich durch die Vorstülpung des Entoderms bedingt, während das Ectoderm platt über die Kuppe dieser Vorstülpung hinwegzieht. So kann jedenfalls nach diesem und ähnlichen andern Schnitten dem Ectoderm nur eine ganz untergeordnete Rolle bei der Bildung einer Kiemenspalte zukommen.

Die nebenliegende Spalte ks_1 ist etwas seitlich getroffen, so daß die Wandung der Vorstülpung angeschnitten, das Lumen selbst aber nicht sichtbar ist. Dagegen erkennt man, daß das über der Vorstülpung hinwegziehende Ectoderm, das sehr markant und dunkel gefärbt war, gerade über der Vorstülpung eine Lücke zeigt. Offenbar handelt es sich hier um einen Durchbruch der Kiemenspalte in den Peribranchialraum.

Bemerkenswert an diesem Präparat ist, daß sich im Bereich der

im Kiemensack auftretenden Spaltanlagen nirgends eine besondere Zellverdickung findet. Das Entoderm ist überall von gleichmäßiger Dicke, und wenn infolgedessen zwischen zwei benachbarten Spaltanlagen, wie in Fig. 3, das Entoderm ebenso dick ist, wie dasjenige, welches die Vorstülpung selbst bildet, so hieße es doch den Tatsachen Zwang antun, wollte man hieraus einen Zusammenhang der Spaltanlagen durch eine Zellverdickung herauslesen, wie JULIN das für *Clavellina* gefunden haben will. Meiner Überzeugung nach kann der Schnitt nur beweisen, daß die Spaltanlagen völlig selbständig und unabhängig voneinander entstehen.

Wenn wir mit der eben besprochenen Figur eine wenig ältere Spaltanlage vergleichen, wie sie Fig. 4 darstellt, so erkennen wir hier, wie die Spalte soeben durchgebrochen ist und infolgedessen nicht nur das Entoderm (*en*), sondern auch das Ectoderm mit dem den Spalt selbst auskleidenden Epithel in Zusammenhang stehen. Nach dem vorangegangenen Stadium müssen wir das Spaltepithel in der Hauptsache als Entoderm, aus einer Ausstülpung des Kiemendarmes hervorgegangen, ansehen; wir sehen aber, daß sich das Entoderm nicht nur morphologisch, sondern auch histologisch differenziert hat, indem die in das Spaltepithel übergegangenen Zellen bedeutend an Höhe und Kerngröße zugenommen haben, so daß sie sich nunmehr von ihrem Mutterboden, dem Kiemensack-Entoderm, histologisch so sehr unterscheiden, daß der Zellcharakter keine Schlüsse in genetischer Beziehung mehr zuläßt.

2. Styelopsis grossularia (P. J. van Beneden).

Styelopsis grossularia ist von P. J. VAN BENEDEN 1846 entdeckt worden und seitdem häufig Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen. Vor allem führe ich hier die Arbeiten von P. J. VAN BENEDEN (2), JULIN (9), DE LACAZE-DUTHIERS und DELAGE (11) und RIEDLINGER (14) an. Wenn somit *Styelopsis grossularia* auch zu den bestbekannten Formen der Cynthiiden gerechnet werden muß, so lagen doch über die Entwicklung der Kiemenspalten zur Zeit, als ich meine nachfolgenden Beobachtungen zum Abschluß brachte, nur die Angaben von GARSTANG (8) und JULIN (9) vor. GARSTANG, der seine Untersuchungen an *Thylacium sylvani* anstellte, einer Form, die sich inzwischen als identisch mit *Styelopsis grossularia* herausgestellt hat, fand, daß auf jeder Seite des Pharynx acht Protostigmata entstehen »and, although I have not actually observed their earliest stages, they give every appearance of having been formed in regular order from before backwards«. Die Protostigmata zerfallen dann weiter durch einen Teilungsprozeß, der

dorsal beginnt und ventralwärts fortschreitet, in ebenso viele Reihen von sekundären Stigmata. Auch dieser Prozeß beginnt am Vorderende und schreitet nach hinten fort. Leider sind die GARSTANGschen Untersuchungen nicht von Abbildungen begleitet, so daß sie uns, da auch im Text hierauf nicht eingegangen wird, keinerlei Aufschluß über die Bildungsweise der Kiemenspalten geben.

Eingehender hat JULIN (9) die Kiemenspaltenbildung bei *Styelopsis grossularia* untersucht. Der belgische Autor lenkt zuerst die Aufmerksamkeit darauf, daß *Styelopsis* sich hinsichtlich der bei ihr auftretenden Zahl der sekundären Protostigmata von allen bisher bekannten Monascidien ganz bedeutend unterscheidet. Während bei diesen, soweit bekannt, nur sechs sekundäre Protostigmata auf jeder Seite des Kiemendarmes entstehen, um sich dann sofort in sechs Kiemenspaltenreihen aufzulösen, sah er bei *Styelopsis* zwölf sekundäre Protostigmata sich anlegen und hält es sogar für nicht unmöglich, daß die Zahl derselben im Laufe der Entwicklung noch eine weitere Steigerung erfährt. Indem er nun die Entstehung der einzelnen sekundären Protostigmata genauer untersucht, glaubt der Verfasser einen prinzipiellen Unterschied in der Entwicklung zwischen den ersten sechs und den späteren konstatieren zu können, infolgedessen er sich berechtigt glaubt, die auf die ersten sechs folgenden Protostigmata als »surnuméraires« bezeichnen zu dürfen. Hiernach kommt er dann zu dem Gesamtergebnis, daß bei *Styelopsis grossularia* die Bildung der sechs ersten sekundären Protostigmata sich nach demselben Typus, wie bei den Molguliden, durch Teilung von drei hufeisenförmigen primären Protostigmata (fentes branchiales) vollzieht. Im Gegensatz hierzu ist jedes der »protostigmates surnuméraires« das Produkt der Ablösung eines kurzen Divertikels vom unmittelbar vorhergehenden Protostigma. Nachdem sich die sechste Kiemenspalte gebildet hat, entsteht das siebente Protostigma durch eine kleine Ausstülpung, die ungefähr in der Mitte von der quergestreckten Hinterwand auftritt und sich abschnürt. An der Hinterwand dieser siebenten Spalte wiederholt sich dieser Vorgang und ebenso immer wieder bei dem zuletzt gebildeten Protostigma, bis die Gesamtzahl dieser jederseits ein Dutzend und mehr beträgt.

Erst nach dem Abschluß meiner eignen, im Gegensatz zu JULIN stehenden Ergebnisse erschienen im Jahre 1904 ausführliche Angaben von DAMAS (3) über die Entstehung der Kiemenspalten von *Styelopsis*, die für mich um so wichtiger sind, als sie sich mit meinen Ergebnissen völlig decken und daher in Verbindung mit meinen eignen nachfolgenden

Angaben die Unrichtigkeit der Ergebnisse JULINS wohl unzweifelhaft erweisen.

DAMAS hat seine Untersuchungen vollständig unabhängig von JULIN angestellt. Wie letzterer findet auch er eine große Anzahl Protostigmata, jedoch mindestens 15, ohne daß damit wahrscheinlich die Maximalzahl erreicht ist, denn obwohl natürlich eine Grenze für das Wachstum der Kieme und damit die Entstehung neuer Protostigmata besteht, so hält er doch theoretisch dieses Wachstum für unbestimmt (indéfini) und glaubt, daß es sich bis zum Tode fortsetzt. Auch er findet, daß die Bildung der neuen Protostigmata von vorn nach hinten fortschreitend vor sich geht, und daß die neuen Spalten sich hinter den früher entstandenen, inzwischen zu langen Querschlitzen ausgewachsenen anlegen. Aber — und darin liegt der Hauptgegensatz zu JULIN — die Protostigmata entstehen nicht in genetischer Abhängigkeit voneinander, sondern alle, vom ersten bis zum letzten nehmen als durchaus selbständige und voneinander unabhängige Perforationen ihren Ursprung.

Mir standen leider nur wenige Entwicklungsstadien zur Verfügung. Ich begann meine Studien mit der Untersuchung der Entstehung der sechsten Spalte, die nach JULIN wahrscheinlich als sekundäres Protostigma entstehen soll: »Bien que je n'aie pas observé directement le fait, je ne doute pourtant pas que la 3ème fente branchiale, se comportant, à son tour, comme l'ont fait précédemment la 1ère et la 2ème, ne se recourbe, en arrière, en un fer à cheval (le 3ème) par son extrémité ventrale, pour fournir ensuite, en se divisant au niveau de sa courbure, les protostigmates V et VI, que j'ai observés.«

In Fig. 25 habe ich die linke Kiemendarmseite einer jungen *Styelopsis* wiedergegeben, bei der gerade die sechste Kiemenspalte (ks_1 in Fig. 25) — Protostigma — sich angelegt hat. Sie entsteht am hinteren Ende des Darmes, nicht genau hinter der Mitte der vorhergehenden Spalte, sondern ist vielmehr zwischen dieser und dem ventralen Ende derselben, aber durchaus nicht unmittelbar am ventralen Ende gelegen, wie JULIN will. Trotz Durchsicht mehrerer gleichaltriger Präparate konnte ich eine Verbindung mit der fünften Spalte nicht feststellen. Sie entsteht zweifellos, entsprechend den obigen Angaben von DAMAS, als selbständige Perforation vollständig unabhängig von der vorhergehenden. Schon unmittelbar nach Anlage dieser sechsten Spalte (Protostigma) fangen die vorderen Protostigmata an, wie es die oben erwähnten Autoren schon vor mir beobachteten, sich senkrecht zu ihrer Längsrichtung zu teilen und damit sich allmählich in ebenso viele Querreihen von Kiemenspalten aufzulösen, wie vorher Protostigmata vor-

handen waren. So sieht man in Fig. 25, in der das sechste Protostigma noch sehr winzig ist, doch schon das erste quergeteilt und in Fig. 26, einem Stadium mit sieben jederseitigen Querspalten, von denen die jüngste, die siebente, allerdings in der Zeichnung vom Magen bedeckt ist, weist außer dem ersten, auch das zweite Protostigma schon Querteilung auf.

Sehr eingehend beschreibt JULIN die Entstehung des siebenten Protostigmas, das nicht, wie das sechste, vom ventralen Ende, sondern von der hinteren Wand (nach der Zeichnung in Mitte derselben) des sechsten Querschlitzes sich abschnüren soll. Hier soll eine nach hinten gerichtete hohle Ausstülpung gebildet werden, welche zur Anlage der neuen Spalte Veranlassung gibt. Auffallenderweise wird der Vorgang nicht von der sechsten Spalte selbst, sondern von der zehnten abgebildet. In gleicher Weise sollen auch alle weiteren »protostigmates surnuméraires« ihre Entstehung nehmen.

In Fig. 27 habe ich das untere Ende des Kiemensackes eines Stadiums abgebildet, auf dem soeben erst die siebente Spalte (ks_7) zur Anlage gekommen ist. Die neue Spaltanlage liegt allerdings hinter der Mitte der vorhergehenden, aber nichts deutet an dieser Figur, wie auch an andern gleichaltrigen Stadien, auf eine Abschnürung von der sechsten Spalte hin. Wohl zeigt diese letztere einen schräg nach hinten gerichteten Fortsatz, allein dieser liegt nicht in der Mitte, sondern am dorsalen Ende, also in größerer Entfernung von der jungen siebenten Spalte, kann also nichts mit der Entstehung dieser zu schaffen haben.

Außer dem sechsten und siebenten konnte ich auch die Entstehung des achten Protostigmas verfolgen, von der Fig. 28, die ebenfalls nur die letzten Spalten des Kiemensacks wiedergibt, einen Fall illustriert. Auf keinem der untersuchten Präparate konnte ich irgendeinen Zusammenhang von Spalte 8 (ks_8 in Fig. 28) mit der vorhergehenden wahrnehmen, so daß auch für die achte Spalte nur die selbständige Entstehung als einzige Entstehungsmöglichkeit übrig bleibt.

Somit gelang es mir, wenigstens für die Protostigma 6, 7 und 8 die völlig unabhängige selbständige Entstehung und damit die Unrichtigkeit der diesbezüglichen Angaben JULINS darzutun. Ältere Stadien standen mir leider nicht zur Verfügung.

Erst nachdem meine Untersuchung von *Styelopsis* abgeschlossen war, erschien die besprochene Arbeit von DAMAS, der, wie erwähnt, zu Ergebnissen kam, die die meinigen vollständig bestätigen und ergänzen, so daß für die sämtlichen bei *Styelopsis* angelegten Protostigmata ihre selbständige Entstehung zweifellos feststeht.

Die weitere Entwicklung des Kiemenkorbes kann auf Grund der Arbeiten der zitierten Autoren, unter denen wieder DAMAS eine hervorragende Rolle einnimmt, als hinreichend geklärt gelten. Die definitiven Kiemenspalten entstehen durch Querteilung der Protostigmata und Auflösung derselben in je eine Reihe von Spalten. Damit ist aber nicht gesagt, daß man aus der Zahl der definitiven Spaltreihen auf die Zahl der Protostigmata schließen kann, denn nach DAMAS gehen neue Spaltreihen nicht nur aus der Querteilung eines Protostigmas, sondern auch dadurch hervor, daß sich schon fertige Spaltreihen in der Richtung ihrer Längserstreckung teilen.

3. Polycyclus renieri Lam.

Das Auftreten der Kiemenspalten bei *Botryllus* ist schon wiederholt der Gegenstand von Untersuchungen gewesen, doch legten bisher die Forscher ausschließlich die Oozooide ihren Studien zugrunde. Vor allem ist hier GARSTANG (8) zu nennen, der die Oozooide von *Botryllus aurolineatus* Giard untersuchte. Er fand das jüngste Stadium, das er beobachtete, mit jederseits einer Knospe versehen und bereits im festsitzenden Zustand. Der Kiemendarm wies vier Paar senkrecht zum Endostyl stehende Protostigmata auf, die, etwa neunmal so breit als lang, fast die ganze Breite des Kiemendarmes einnehmen und als selbständige Perforationen entstanden sind. Auf späteren Stadien zerlegen sich die vorderen Protostigmata in Reihen von definitiven Spiracula, während am Hinterende des Darmes noch eine fünfte Querspalte sich bildet. Diese wandelt sich, wie DAMAS (3) in einer kürzlich erschienenen, schon mehrfach erwähnten Arbeit feststellte, ebenfalls in eine fünfte Querreihe um, indem sie sich senkrecht zu ihrem größten Durchmesser teilt. Auch SEELIGER (22) hat bei einem festsitzenden Oozooid, das nur eine Knospe an der rechten Seite trug und wahrscheinlich zu *Botryllus violaceus* gehörte, fünf schlitzförmige Protostigmata beobachtet, die aber noch alle ungeteilt waren. Damit stimmt nach SEELIGER (22) vollkommen überein die Abbildung, die PIZON (1900) von *Botryllus* Schlosseri gegeben hat, während nach diesem Autor das Oozooid von *Botrylloides rubrum* jederseits sieben querverlaufende Protostigmata besitzt.

Wenn somit über die Kiemenspaltenbildung von *Botryllus* schon allerlei, wenn auch keineswegs vollständige Kenntnisse vorliegen, so betreffen diese doch ausschließlich die Oozooide, während die Entstehung der Spiracula in den Knospungsstadien noch ganz unbearbeitet geblieben ist. Nur SEELIGER (16) interpretiert eine Abbildung PIZONS von *Bo-*

trylloides rubrum dahin, daß bei dieser Botrylloide nicht nur die Oozooide, sondern auch die erste Knospengeneration querschlitzförmige Protostigmata zu tragen scheinen. Bei solcher Sachlage glaube ich mit den nachfolgenden Zeilen, die ausschließlich der Entstehung der Kiemen in der Knospe gewidmet sind, eine wesentliche Lücke auszufüllen.

Als Material dienten Stöcke von *Polycyclus renieri* Lam.

Zur Orientierung über die allgemeine Konfiguration der Organe gebe ich in Fig. 8 das Bild einer jungen, etwa $^1/_2$ mm langen Knospe, deren Ingestions- und Egestionsöffnung noch nicht durchgebrochen sind. An dem ziemlich geräumigen Kiemendarm (*kd*), dessen Ventralwand in ihrer ganzen Länge den Endostyl (*es*) trägt, fallen vor allem dunkle Streifen (*pv*) auf, die, quer zur Darmrichtung, den Darm mit Ausnahme des hinteren Teils in dorsoventraler Richtung durchziehen. Es sind dies ungefähr zehn wellenbergförmige Erhebungen oder Faltungen des Peribranchialepithels, in denen, wie wir weiter unten sehen werden, die Kiemenspalten durchbrechen. Senkrecht zu ihnen verlaufen von vorn bis hinten am Kiemendarm drei ähnliche, aber schmälere Streifen, die drei inneren Längsgefäße (*il*). An den Kiemendarm schließt sich der Oesophagus (*oe*) und der übrige Teil des Digestionstractus (Magen, Mitteldarm und Enddarm) an. Gehirn (*g*) und Flimmergrube (*fg*) sind leidlich zu erkennen, desgleichen auffallenderweise die Anlage der Geschlechtsorgane (*gl*).

Um möglichst klare Bilder der Vorgänge der Kiemenspaltenbildung bei den *Polycyclus*-Knospen zu erhalten, präparierte ich aus dem mir zur Verfügung stehenden Material Knospen verschiedensten Alters heraus und legte Längs- und Querschnitte durch dieselben. Ich begann mit der Untersuchung der Längsschnitte und will auch bei der Besprechung meiner Befunde mit diesen anfangen.

In Fig. 9 habe ich einen Frontalschnitt (parallel zum Endostyl) wiedergegeben, der einer Längsschnittserie durch eine noch jüngere Knospe, als der in Fig. 8 abgebildeten, entnommen ist; gezeichnet ist der vordere und mittlere Teil der rechten Kiemendarmseite. Während das entodermale Kiemendarmepithel (*en*) einen Streifen gleichförmiger kubischer Epithelzellen darstellt, erscheint das ectodermale innere Peribranchialepithel (*ec*) in wellenförmige Faltungen gelegt. Man erkennt leicht, daß diese Erhebungen den dunklen Querstreifen (*pv*) in Fig. 8 entsprechen, welch letztere sich demnach als Epithelfaltungen bzw. Verdickungen des inneren Peribranchialepithels darstellen. Untersucht man nun diese eben erwähnten Faltungen des Ectoderms bei stärkerer

Vergrößerung (Fig. 10)[1], so sieht man schon hier auf diesem jungen Entwicklungsstadium, daß mit der Faltung des Peribranchialepithels auch eine Verdickung desselben Hand in Hand geht, die auf dem Wellenberg am bedeutendsten ist, nach dem Wellental zu aber allmählich abnimmt.

Nichtsdestoweniger stellt aber das peribranchiale Ectoderm nach wie vor ein einschichtiges Epithel dar. Wie aus der Zeichnung (Fig. 9) auch hervorgeht, ist diese Faltenbildung des Peribranchialepithels in der vorderen Kiemendarmregion am kräftigsten ausgeprägt, in der mittleren Region werden die Falten niedriger, um noch weiter nach hinten völlig zu verschwinden. Einen Schnitt durch diese hintere Kiemendarmpartie durch ein sogar noch etwas älteres Stadium stellt Fig. 11 dar, und man sieht hier in der Tat Ectoderm (*ec*) und Entoderm (*en*) als einschichtiges Epithel völlig glatt nebeneinander herlaufen.

Ohne Zweifel stellen die beschriebenen Faltungen des inneren Peribranchialepithels höchst auffallende Bildungen dar, und ich war, ohne Kenntnis der späteren Stadien, zunächst geneigt, sie mit der Anlage der von mir als Vorläufer der definitiven Kiemenspalten vermuteten Protostigmata in Verbindung zu bringen, indem ich erwartete, auf dem nächsten Stadium diese Protostigmata im Grunde der Faltentäler zum Durchbruch kommen zu sehen. Allein nichts Derartiges stellte sich zu meiner großen Überraschung ein: Protostigmata, wie sie doch im Oozooid nach allen zitierten Autoren angelegt werden, treten in der Entwicklung der Knospen überhaupt nicht auf, die Faltungen treten wieder zurück und, wenn sie auch nicht spurlos verschwinden, so nehmen sie doch einen so andersartigen Charakter an, daß damit der Begriff einer Faltung in Wegfall kommt. Wenn sodann in ihrem Bereich Kiemendurchbrüche stattfinden, so handelt es sich dann nicht um Protostigmata, sondern um definitive Kiemenspalten, und diese brechen auch nicht an Stelle der Faltentäler, sondern im Gegenteil auf den Erhebungen selbst durch.

Bevor das geschieht, haben die geschilderten Peribranchialfalten eigentümliche Umwandlungen durchzumachen, die wir bereits in den Fig. 12—14 angebahnt sehen, welche sämtlich Frontalschnitten durch verschiedene Regionen einer und derselben Knospe entnommen sind, die an Alter ungefähr der in Fig. 8 gezeichneten gleichkommt. Fig. 13

[1] Nicht uninteressant ist es, daß man auch hier Muskelfasern (*mz*) zwischen den beiden die Kiemen bildenden Blättern vorfindet. Die Muskelzellen, aus Mesenchymelementen entstanden, liegen strangartig aneinander gereiht und lassen hier und da einen Kern erkennen.



entstammt der mittleren Region des Kiemendarmes. Zwar sehen wir auch hier noch das innere Peribranchialepithel sich zu ausgesprochenen Falten erheben, allein diese Falten sind, gegenüber dem vorigen Stadium, niedriger geworden, während anderseits die Ectodermzellen selbst höher geworden sind und zwar am höchsten auf dem Rücken der Falte. Außerdem beobachtet man aber auch Differenzierungen im Entoderm des Kiemendarmes, indem dieses (Fig. 13) den Ectodermfalten entsprechende Epithelverdickungen aufweist, die ebenso wie jene auf dem Flächenbilde sich als quere Verdickungsleisten des Kiemendarmes darstellen. Auch auf etwas späteren Stadien, auf denen der Charakter der Ectodermfalten bereits eine Abänderung erfahren hat, bleiben diese Entodermleisten gleichwohl immer deutlich ausgeprägt (Fig. 12, 14, 15) und erfahren sogar vielfach eine schwache rinnenförmige Krümmung nach außen, sich auf diese Weise innig der Curvatur der Ectodermfalten anlegend (Fig. 15). Wie die Ectodermfalten, treten auch die Entodermleisten zunächst in der vorderen und mittleren Region des Kiemendarmes auf, so daß man sie an demselben Präparate in der hinteren Region noch vermißt.

Neben Bildern, wie ich sie an der Hand der Fig. 13 geschildert, traf ich in der gleichen Region derselben Serie gelegentlich solche, wie sie Fig. 12 darstellt. Auf Grund dieser, und ohne noch den Zusammenhang der Entwicklung zu kennen, neigte ich mich anfangs der Ansicht zu, daß die beschriebenen Ectodermfalten im Laufe ihrer Weiterentwicklung vorübergehend ein mehrschichtiges Stadium durchmachten, in dem man nicht von einer Falte, sondern vielmehr von einer soliden mehrschichtigen Epithelleiste sprechen könne. Ein genaues Studium der Fig. 12 und ähnlicher Schnittbilder lehrt jedoch, daß die anscheinende Mehrschichtigkeit der Ectodermleisten nur eine scheinbare ist. Neben Zellgrenzen, welche polygonale Bezirke umgrenzen, treffen wir auch radial verlaufende Linien (mittlere Leiste), welche die Leiste von oben bis unten durchsetzen und nur auftreten können, wenn das Epithel in Wirklichkeit ein einschichtiges, aus einzelnen Cylinder- oder, richtiger ausgedrückt, aus Pyramidenzellen bestehendes ist. Ich habe in der Tat die Überzeugung gewonnen, daß Bilder, wie Fig. 12, nur infolge schiefer Schnittrichtung zustande kommen können, und daß es sich in Wirklichkeit immer um Faltungen eines einschichtigen Epithels handelt, dessen Zellen in den Faltungsbergen stark in die Länge gewachsen sind, wie das auch in Fig. 13 hervortritt. Nur durch Annahme einer bald schiefen, bald senkrechten Schnittrichtung ist es erklärlich, daß unmittelbar nebeneinander Bilder, wie Fig. 12 und 13, auftreten können.

Jedenfalls müssen wir als feststehende Tatsachen im Auge behalten, 1) daß die Ectodermfalten vom Stadium der Fig. 10 sich bei der Weiterentwicklung abflachen (Fig. 13), indem gleichzeitig die Zellen an den Faltenbergen gegenüber jenen in den Faltentälern, an Höhe zunehmen, 2) daß vom Stadium der Fig. 10 zu dem der Fig. 13 auch entsprechend der Lage der Ectodermfalten Verdickungsleisten im Entoderm auftreten.

Noch weiter sehen wir beide Prozesse in der folgenden Fig. 14 fortgeschritten, die mit Fig. 13 derselben Frontalschnittserie, jedoch dem vordersten, also dem am weitesten entwickelten Teile des Kiemendarmes entnommen ist. Hier ist nun das eingetreten, worauf die Höhenabnahme der Falten in Fig. 13 schon hindeutet, nämlich der vollständige Schwund der Faltungen des Ectoderms. Die bisherigen Ectodermfalten haben sich zu einfachen Verdickungsleisten des inneren Peribranchialepithels umgewandelt, die nach wie vor aus einer einfachen Schicht von Ectodermzellen bestehen, die aber nunmehr viel regelmäßiger angeordnet sind und vor allem auch gegenüber dem in Fig. 13 dargestellten Zustand bedeutend an Höhe gewonnen haben. Die einzelnen queren Ectodermleisten, die an ihren oberen und unteren Enden nur wenig an Höhe abnehmen, werden ziemlich unvermittelt durch schmale Streifen außerordentlich niedrigen Epithels verbunden. Auch das Entoderm zeigt die entsprechenden Verdickungsleisten ebenfalls deutlicher ausgeprägt, als in Fig. 13; sie korrespondieren genau mit den Ectodermleisten, denen sie sich überdies noch auf das engste angelegt haben.

Während wir auf dem soeben geschilderten Stadium Verhältnisse, wie sie Fig. 14 erläutert, nur in der vordersten Region antreffen, finden wir an wenig älteren Knospen, bei denen jene dunklen Querstreifen (*pv*) der Figur auch auf dem hintersten Abschnitt des Kiemendarmes vorhanden sind, diese Streifen bereits in allen Regionen des Präparates in Form von Ectodermleisten im Sinne der Fig. 13. Fig. 15 und 16 stellen Stücke von Frontalschnitten durch eine solche Knospe dar, und zwar Fig. 15 eine Partie aus dem vorderen, Fig. 16 eine solche aus dem hinteren Kiemendarmabschnitt. Beide lassen im wesentlichen dasselbe erkennen, was ich an Fig. 14 bereits erläutert, nur sehen wir in Fig. 16 den Differenzierungsprozeß naturgemäß weniger weit vorgeschritten, als in Fig. 15. Das Entoderm läßt hier von Verdickungen überhaupt noch nichts erkennen, dagegen sehen wir die den Ectodermleisten gegenüberliegenden Entodermteile schwach rinnenförmig dem Ectoderm entgegen gewölbt. Auch sind die beiden Zellschichten keineswegs so eng aneinander gelagert, wie in Fig. 14, ein Verhalten,

das dagegen im unteren Teile der Fig. 15 (bei *a*) bereits angebahnt ist.

Was für eine Bedeutung haben nun diese beschriebenen, im Ectoderm und Entoderm des Kiemendarmes auftretenden Querleisten? Schon oben habe ich erwähnt, daß ich, ohne noch die späteren Schicksale derselben zu kennen, vermuten mußte, daß sie mit der Anlage der für das Oozooid von den verschiedenen Autoren nachgewiesenen Protostigmata zu tun hätten, und daß diese letzteren in den zwischen den Leisten gelegenen verdünnten Epithelpartien zum Durchbruch gelangen würden. Es stellte sich jedoch heraus, daß Protostigmata überhaupt nicht zum Durchbruch kommen, daß vielmehr bei der Knospe das Stadium offener Protostigmata übersprungen wird und innerhalb der Querleisten direkt die definitiven Kiemenspalten zur Anlage kommen. Es hat demnach die Kiemenbildung der Knospe gegenüber der des Oozooids eine Abkürzung erfahren, und die Querfalten und späteren Querleisten, welche zweckmäßig als Protostigmafalten bzw. Protostigmaleisten bezeichnet werden, stellen die letzten Andeutungen der verschwundenen Protostigmata dar. Vermutlich kam diese Abkürzung dadurch zustande, daß die Knospenentwicklung im ganzen schneller von statten ging, als die Entwicklung aus dem Ei, und daß infolgedessen der Durchbruch der definitiven Stigmata immer früher und schließlich bereits zu einer Zeit eintrat, wo die Bildung der Protostigmata eben erst durch den Faltungsprozeß eingeleitet, aber noch nicht abgeschlossen war.

Wenn wir die Bildung der definitiven Kiemenspalten selbst studieren wollen, so müssen wir uns Querschnittsbildern zuwenden.

Querschnitte durch die zuletzt betrachteten Stadien zeigen ein verschiedenes Bild, je nachdem sie eine Protostigmaleiste, oder den Zwischenraum zwischen solchen getroffen haben. Geht der Schnitt durch einen Zwischenraum, so treffen wir das innere Blatt des Peribranchialraumes als dünnes, flaches Epithel, hat er dagegen die Leiste selbst getroffen, so finden wir an derselben Stelle ein beträchtlich hohes Cylinderepithel, das von der Gegend des Endostyls bis nahe zur Dorsalfalte reicht. Ich habe davon abgesehen, solche Querschnitte abzubilden, weil die gleich zu besprechende Fig. 17, die bereits dem folgenden Stadium angehört, völlig geeignet ist, die geschilderten Verhältnisse zu illustrieren.

Diese Fig. 17 zeigt insofern einen Fortschritt der Entwicklung, als hier bereits die definitiven Kiemenspalten durchzubrechen beginnen.

Im Centrum der Figur treffen wir den Kiemendarm mit der Dorsalfalte (*ds*) und dem Endostyl (*es*), rechts und links davon die beiderseitigen Peribranchialräume (*p*). Der Schnitt ist so geführt, daß nur auf der linken Kiemendarmseite der verdickte Streifen des Ectoderms (*ec*), die Protostigmaleiste, getroffen ist, während auf der rechten Seite der Schnitt durch den Zwischenraum zwischen zwei Leisten gegangen ist, so daß also an dieser Seite das innere Peribranchialepithel von äußerst niedriger Beschaffenheit ist. An der linken Seite treffen wir nun innerhalb der Protostigmaleiste die Anlagen von drei Kiemenspalten, die im einzelnen an andern, in größerem Maßstab gehaltenen Abbildungen erläutert werden sollen; wichtig ist mir hier nur, außer der allgemeinen Übersicht, der Nachweis, daß diese Kiemenspalten auf den Leisten selbst, nicht zwischen ihnen durchbrechen. Wie ich im voraus bemerken will, treten die ersten Kiemenspalten teils an den Längsgefäßen (*il* der Fig. 8), teils aber in der Nachbarschaft einerseits des Endostyls, anderseits der Dorsalfalte auf. Die drei Kiemenspalten der vorliegenden Fig. 17 liegen je an der Stelle eines in Anlage begriffenen Längsgefäßes. Die Anlagen dieser, jederseits drei an Zahl, bestehen aus entsprechend zahlreichen Falten des Entoderms (*il*), die durch ein besonders hohes Cylinderepithel ausgezeichnet sind. Während das Ectoderm im Bereich der Protostigmaleisten sonst dem Kiemendarmepithel dicht anliegt, sehen wir es nur an der Stelle der Gefäßfalten durch einen Zwischenraum vom Entoderm getrennt, in dem häufig isolierte Zellen, Blutzellen, angetroffen werden.

Ich hatte nun Gelegenheit, eine Reihe von Knospen vom Alter der Fig. 17 und auch noch ältere Knospungsstadien auf kontinuierlichen Serienschnitten zu untersuchen. Alle zeigen Kiemenspalten auf den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung, und schon eine einzelne Knospe ähnlicher Altersstufen erlaubt daher, sich ein vollständiges Bild von dem Zustandekommen einer definitiven Kiemenspalte zu machen. Am frühesten setzt die Bildung der Kiemenspalten in der mittleren Region des Kiemendarmes ein, denn hier trifft man in den erwähnten Knospen die zahlreichsten Spaltanlagen. In Fig. 17 sehen wir dieselben ausschließlich an den inneren Längsgefäßen auftreten; an andern gleichaltrigen oder wenig älteren Präparaten treten sie aber außer an den Längsgefäßen auch ventral in der Nähe des Endostyls (Fig. 23) und dorsal an der Dorsalfalte (Fig. 21) auf. Am hinteren Ende des Kiemendarmes jedoch, an dem auch die Protostigmaleisten zuletzt entstanden, treffen wir dagegen erst wenige Spaltanlagen an und zwar hier zunächst ausschließlich neben der Dorsalfalte einerseits, anderseits ventral in nächster

Nachbarschaft des Endostyls. Erst allmählich schreitet die Spaltbildung von der mittleren nach der hinteren Region zu vor.

Betrachten wir zunächst, wie die Spaltbildung in der Nähe der Dorsalfalte und des Endostyls vor sich geht, an den Stellen also, wo die Komplikation durch die Längsgefäßanlagen wegfällt.

Fig. 20 *a—c* stellen drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch eine junge Spaltanlage dar, die in unmittelbarer Nachbarschaft des Endostyls gelegen und dem hinteren Ende des Kiemendarmes entnommen ist. Die Schnitte *a* und *b* haben die Spaltanlage selbst getroffen, während 20 *c* das Verhalten des nächsten Schnittes vor und hinter der Spalte illustriert. Wir sehen an diesem letzteren besonders, wie der ectodermale Peribranchialraum (*ec*) überall, besonders aber an der kritischen durch ╫ bezeichneten Stelle, durch einen deutlichen Zwischenraum vom Pharyngealepithel getrennt ist. In Fig. 20 *a* ist an eben dieser Stelle, da wo das innere verdickte Peribranchialepithel, die Protostigmaleiste (*ec*), in das äußere peribranchiale Ectoderm (ec_1) übergeht, eine Ectodermfalte entstanden, deren Spaltlumen (ks_1) das zurzeit noch nicht durchgebrochene Lumen einer jungen, in Bildung begriffenen Kiemenspalte darstellt. Im Nachbarschnitt 20 *b* ist nun an der kritischen (╫) Stelle eine Verwachsung der Spitze dieser Ectodermfalte mit dem gegenüberliegenden Entoderm des Kiemendarmes eingetreten, und innerhalb dieser Verwachsungsstelle wird nun auf dem nächsten Stadium die Spalte (ks_1) zum Durchbruch kommen. Bevor das aber geschieht, tritt unmittelbar neben der geschilderten Spaltanlage eine schmale, spaltförmige Einsenkung (ks_2) auf der Protostigmaleiste auf, welche die Anlage für die nächste Kiemenspalte darstellt. Das Folgestadium des Prozesses treffen wir in Fig. 23 an, in der wir rechts neben dem Endostyl (*es*) die beiden während ihrer Bildung beobachteten Anlagen bereits durchgebrochen finden (ks_1, ks_2). Namentlich die nächst dem Endostyl gelegene Spalte ks_1 ist der unmittelbare Folgezustand zu ks_1 in Fig. 20 *a* und *b*. Infolge des Durchbruchs geht nunmehr das Entoderm (*en*) des Kiemensackes ganz kontinuierlich in das äußere Blatt (ec_1) des Peribranchialraumes über.

Genau so, wie am Endostyl, spielt sich der Prozeß auch an der Dorsalfalte ab, wie Fig. 18 in besonders einfacher, klarer Weise zeigt. Den ersten Anstoß zur Spaltbildung gibt auch hier eine Faltenbildung im Ectoderm (bei ks_1), die gegen das sich völlig passiv verhaltende Entoderm (*en*) vorwächst. So einfach das Bild dieser Faltung hier, sowie in Fig. 20, sich auch darstellt, so ist ihr Zustandekommen doch keineswegs so ohne weiteres verständlich. Wenn es sich wirklich um

eine gewöhnliche Faltung der Protostigmaleiste handelte, so müßten auch die Wandungen der Falte dieselbe Dicke haben, wie die Leiste selbst. Dies ist aber keineswegs der Fall, wie ein Blick auf die Figuren beweist, und deshalb möchte ich annehmen, daß die Faltung nur Hand in Hand mit gleichzeitiger Zellumlagerung an der betreffenden Stelle der Protostigmaleiste vor sich gehen kann. So erkennen wir in Fig. 18 neben der ersten Spaltanlage bei ks_2 schon den leichten Beginn einer zweiten, die im wesentlichen nur erst durch eine leichte Einsenkung der Oberfläche, sowie durch veränderte Stellung der Zellkerne angedeutet ist. Beide Spaltanlagen der Fig. 18 sehen wir sodann in Fig. 21 rechts von *ds* bereits in vollendetem Durchbruch (ks_1, ks_2). In Fig. 19 dagegen, in der man schon drei Spalten in der Anlage erkennt (ks_1, ks_2, ks_3), ist nur die mittlere durchbrochen, während die erste, noch geschlossen, so recht deutlich erkennen läßt, wie hier bei *Polycyclus* das Ectoderm fast das gesamte Spaltlumen auskleidet, während dem Entoderm nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

Wie schon das Übersichtsbild Fig. 17 erkennen läßt, geht die Spaltbildung an den Gefäßfalten in prinzipiell übereinstimmender Weise, wie an der Dorsalfalte und dem Endostyl, vor sich. Auch hier sind es Faltungen innerhalb der ectodermalen Protostigmaleisten, die den Prozeß nicht nur einleiten, sondern überhaupt das wesentliche Baumaterial für das Spaltepithel liefern. Den Anfang des Prozesses erkennen wir in Fig. 21 bei ks_4; die Falte der Protostigmaleiste erstreckt sich tief in die Gefäßleiste hinein, hier einen dreieckigen Raum freilassend, in dem wir gerade eine Blutzelle antreffen. Das Entoderm der Gefäßfalte zeigt sich nach der Spitze zu (bei *en*) verdickt, und unterhalb dieser treffen wir regelmäßig an der einen Seite ein kleines, vom Entoderm gebildetes (mit * bezeichnet) Grübchen. Man könnte daran denken, daß es sich um eine Entodermeinstülpung handle, die, der Ectodermfalte entgegenwachsend, in diese durchbreche, um gemeinsam mit ihr die Kiemenspalte zu bilden. Dem ist jedoch nicht so, indem der Durchbruch der Spalte unterhalb des Grübchens an der Seite der Gefäßfalte erfolgt, wie dieselbe Figur bei ks_3 (*), sowie Fig. 22 bei * zeigt.

Über den Durchbruch der Spalte selbst ist im ganzen wenig zu sagen, die Abbildungen (Fig. 21 ks_3, Fig. 22) erläutern ihn ohne weiteres. Die Ectodermausstülpung der Protostigmaleiste wird länger und erfährt hierbei eine Knickung, so daß sie an ihrer Spitze mit dem Entoderm an der Gefäßfalte in Berührung tritt, mit ihm verschmilzt, worauf auch die Entodermzellen an der Spitze auseinanderweichen, womit die Spalte hergestellt und die Kommunikation zwischen Pharyngeal- und Peri-

branchialraum eingetreten ist. Stets erweist sich das Spaltlumen der ersten an der Gefäßfalte auftretenden Kiemenspalte nahezu rechtwinklig geknickt, stets ist ferner die Mündung in den Pharyngealraum auf einer kleinen papillenförmigen Erhebung gelegen, die von einer Ringfurche umgeben ist, an deren Zustandekommen wohl auch das vorhin besprochene Entodermgrübchen beteiligt sein mag. Wesentlich ist, daß auch diese an den Gefäßfalten auftretenden Kiemenspalten ebenso, wie diejenigen an der Dorsalfalte und am Endostyl, räumlich voneinander getrennt und durchaus selbständig und unabhängig voneinander entstehen, ferner, daß an der Bildung der Spalten das Ectoderm fast ausschließlich beteiligt ist, während dem Entoderm nur ein nahezu verschwindender Anteil zuerkannt werden kann.

Wie Fig. 17, sowie Fig. 21, 22 gezeigt haben, treten die Kiemenspalten an den Gefäßfalten immer zunächst einseitig und in der Einzahl auf; jedoch ist das ein vorübergehender Zustand, indem im nächsten Stadium auch an der andern Seite der Gefäßfalte eine zweite Spalte zur Ausbildung kommt. Angebahnt sehen wir dieselbe in Fig. 24 und erkennen, wie von der Knickungsstelle der ersten Spalte, in halber Höhe des Spaltkanals, ein neues kurzes Spaltlumen sich abzweigt, das mit dem bereits vorhandenen eine y-förmige Figur bildet. Unser Bild ist ein unmittelbarer Folgezustand von ks_3 in Fig. 21 und anderseits das Vorstadium zu Fig. 23 ks_3 und ks_4, wo wir auch diese zweite Spalte nunmehr durchgebrochen sehen. Auch diese zweite Spalte verdankt wesentlich dem Ectoderm den Ursprung, sie entsteht jedoch nicht selbständig, sondern in enger Abhängigkeit von derjenigen Kiemenspalte, die zuerst an der Gefäßfalte auftrat. Die enge genetische Beziehung beider Spalten zueinander prägt sich auch noch im fertigen Zustand dadurch aus, daß, wie Fig. 23 deutlich zeigt, nur die Einmündung in den Kiemendarm eine doppelte ist, während die nach dem Peribranchialraum zu gelegene Spalthälfte und Ausmündung für beide Spalten eine gemeinsame bleibt.

Die Ausbildung dieser zweiten Kiemenspalte hat zur Folge, daß dadurch die Gefäßfalten im Bereich der Spalte zu einem röhrenförmigen Gefäß abgeschnürt werden, in dessen Lumen häufig Blutzellen gefunden werden.

Überblicken wir noch einmal die an *Polycyclus* gewonnenen Ergebnisse, so ergibt sich:

1) Daß bei dieser Botryllide, im Gegensatz zu den von andern Autoren am Oozoid gemachten Beobachtungen, bei der Entwicklung

der Knospen weder Protostigmata auftreten, noch auch die Querreihen der definitiven Kiemenspalten durch Teilung der Protostigmata ihre Entstehung nehmen. Vielmehr erleidet der Prozeß der Kiemenbildung in der Knospe eine Abkürzung, bei der wir das Stadium der im Oozooid offenen Protostigmata nur durch die oben beschriebenen Protostigmaleisten bzw. -Falten angedeutet finden.

2) Die Protostigmaleisten bilden die gemeinsame Grundlage je einer Reihe von Kiemenspalten, die im übrigen völlig selbständig und unabhängig voneinander entstehen. So beweist auch die Knospenentwicklung von *Polycyclus*, im Gegensatz zu JULINS Ansichten, das verbreitete Vorkommen der Spaltbildung nach dem ersten Typus. Die einzigen Kiemenspalten, welche bei vorliegender Tierform abhängig von andern entstehen, sind die zweiten Spiracula an den Gefäßfalten, welche durch Knospung aus den ersten hervorgehen und auch dauernd zu diesen in einem Abhängigkeitsverhältnis stehen bleiben.

3) Die definitiven Kiemenspalten von *Polycyclus* kommen der Hauptsache nach durch Ausstülpung des ectodermalen Peribranchialepithels zustande, während das Entoderm nur in sehr geringem Maße beteiligt ist. Es ist das eine Erscheinung, die bisher unter den Ascidien nur bei *Pyrosoma* von JULIN beobachtet wurde. Damit fallen aber die gesamten Spekulationen JULINS, der auf Grund dieses Verhaltens *Pyrosoma* von den übrigen Ascidien abtrennen möchte, in sich selbst zusammen.

4. Pyrosoma atlanticum Péron.

Über die Kiemenspaltenentwicklung bei *Pyrosoma* hat erst kürzlich JULIN in der schon mehrfach erwähnten Arbeit (Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers, diese Zeitschrift, Bd. LXXVI, S. 597) umfangreiche Untersuchungen veröffentlicht.

Bevor überhaupt irgendeine Kiemenspalte durchgebrochen ist, zeigt sich nach ihm die innere Peribranchialwand, gegenüber der äußeren, verdickt und weist überdies eine umfängliche ovale Zone auf, welche infolge Zellproliferation besonders mächtig geworden ist und sich mit der anliegenden entodermalen Kiemendarmwandung verlötet hat. Auf dem nächsten Stadium ist in der inzwischen vergrößerten ovalen Zone eine solche Vereinigung beider Epithelien jederseits nur noch an drei Stellen vorhanden, die sich auf Flächenbildern durch ein viertes Stadium als die Anlagen der drei ersten Kiemenspalten ergeben. Jede Kiemenspaltenanlage wird von einer transversalen, faltenförmigen Einstülpung des inneren Peribranchialepithels, also des Ectoderms gebildet. Auf

einem Stadium mit neun Spaltanlagen ist dann bei zwei in der Mitte gelegenen Kiemenspalten zuerst der Durchbruch erfolgt. Das Entoderm verhält sich hierbei ganz passiv und kann nach Zeichnung und Text nur einen ganz minimalen Anteil an der Auskleidung der fertigen Spalten nehmen, deren vordere und hintere Wandungen nach unserm Autor vielmehr »dérivent manifestement de l'épithélium péribranchial interne«.

Nach diesem Stadium mit neun Spaltanlagen wird noch ein solches mit 13 Spalten geschildert, die, entsprechend meiner Fig. 40, in der Mitte breite Querschlitze darstellen, um nach vorn und hinten allmählich im Durchmesser abzunehmen. Die Stigmata sind bereits sämtlich perforiert, mit Ausnahme zweier am Vorderende und eines am hinteren Ende des Kiemendarmes, die erst ganz junge Anlagen darstellen. Aus dem Vergleich dieses Stadiums mit den bereits beschriebenen, sowie mit älteren, die beträchtlich mehr Spalten aufweisen, schließt er, daß jene vorhin erwähnte und von dem belgischen Forscher so sehr in den Vordergrund geschobene ovale Zone an ihren Enden beständig weiterwächst und hier, ihren ursprünglichen Charakter bewahrend, immerfort neue Kiemenspalten in derselben Weise entstehen läßt, wie bisher.

Das ist in kurzem das Tatsachenmaterial, das JULIN zu einer Reihe weittragender Folgerungen Veranlassung gegeben. Ich lasse jedoch diese zunächst beiseite, um zuvor die Tatsachen einer Prüfung zu unterziehen.

Ein Stadium ohne jede Spur einer Kiemenspaltenanlage stand mir nicht zur Verfügung, dagegen konnte ich mehrere Präparate untersuchen, in denen die erste Kiemenspalte kurz vor dem Durchbruch stand, bzw. eben durchgebrochen war. Die Fig. 29 und 30 stellen zwei aufeinander folgende Schnitte durch den rechten Peribranchialraum eines solchen Stadiums dar. In beiden Bildern weist das Entoderm (*en*) des Kiemendarmes in den seitlichen, dem Peribranchialraum benachbarten Partien recht hohe, stattliche Cylinderzellen auf, die bedeutend ansehnlicher sind, als irgendeine Stelle des Peribranchialepithels. Der Peribranchialraum (*p*) wird von einem dem Ectoderm angehörigen Epithel gebildet, das an der äußeren Peribranchialwand (*ap*) flach ist, während es an der inneren Wand des Peribranchialraumes (*ip*) eine annähernd doppelte Höhe erreicht und hier von ausgesprochen kubischen Zellen gebildet wird. Hierbei ist besonders zu beachten, daß dieses kubische Epithel nicht etwa nach der Peripherie des Peribranchialraumes zu an Höhe abnimmt, so daß etwa eine ovale Zone im Sinne JULINS entstehen könnte, die nur den mittleren Teil der inneren Peribranchialwand einnimmt, sondern im Gegenteil erstreckt sich dieses

kubische Epithel in diesen, wie in allen andern durchgesehenen Schnittserien in gleichmäßiger Höhe über die gesamte innere Peribranchialwand, ja, es setzt sich sogar noch in gleicher Dicke bis auf die Umbiegungsstelle zur äußeren Peribranchialwand fort, um erst an den peripheren Grenzen dieser sich allmählich zum Plattenepithel zu verjüngen.

So existiert also die von JULIN beschriebene ovale verdickte Zone, die »ébauche de la fente branchiale«, die er zum Ausgangspunkt so weittragender Schlußfolgerungen macht, tatsächlich nicht.

Ebensowenig, wie die ovale Zone selbst, lassen die vorliegenden Schnitte sowie andre gleichaltrige Präparate ein dichtes Aneinanderliegen von Kiemendarm und innerer Peribranchialwand erkennen, vielmehr gilt für das vorliegende Stadium mit einer Kiemenspalte das, was JULIN für ein solches mit drei Spaltanlagen schildert, daß nämlich ein Zusammenhang der beiden in Frage kommenden Blätter nur an der Spaltanlagestelle selbst existiert, im übrigen sind sie an meinen Präparaten sogar durch einen recht weiten Zwischenraum getrennt. Ganz dasselbe zeigen die Fig. 31, 32, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch die betreffende Stelle der linken Peribranchial- und Pharyngealwand darstellen. Auch hier bemerkt man denselben Zwischenraum zwischen Ectoderm (*ec*) und Entoderm (*en*), während ein Zusammenhang beider Blätter nur an der Spaltanlage selbst existiert.

Während nun nach JULIN, sobald überhaupt Kiemenspaltenanlagen sich bemerkbar machen, diese letzteren gleich in der Dreizahl auftreten, zeigen meine in Fig. 35—38 abgebildeten Schnitte, daß hier nur eine einzige Spaltanlage jederseits vorhanden ist. Sie zeigen ferner, daß der Durchbruch der Spalte rechtsseitig (Fig. 30) bereits angebahnt, linksseitig sogar schon vollendet ist (Fig. 32), während nach JULINS Schilderung die ersten Durchbrüche erst beobachtet werden, wenn bereits neun Spaltanlagen jederseits vorhanden sind, und auch dann sollen sie erst an zweien erfolgt sein.

Meinem Material folgend, ist überhaupt die Reihenfolge im Auftreten der Spalten eine ganz andre, denn in der in Fig. 33 abgebildeten Knospe ist neben der ersten Spalte (ks_1) nur noch eine weitere aufgetreten (ks_2), und in einem noch älteren Stadium (Fig. 34) treffen wir im ganzen vier Spalten an — alles Tatsachen, die beweisen, daß auch die ersten Spalten nicht gleichzeitig, sondern nacheinander auftreten.

Auch in bezug auf die Formverhältnisse der jungen Kiemenspalten

lassen sich meine Befunde in keiner Weise mit denen JULINS in Übereinstimmung bringen. Nach den Zeichnungen und Angaben des belgischen Forschers haben bereits die jüngsten Spaltanlagen eine ganz bedeutende Querausdehnung und erstrecken sich fast über die gesamte Breite des Peribranchialraumes, während sie in meinen Präparaten (Fig. 33, 34) als kleine ovale Durchbrüche erscheinen, die, wie auch die in Fig. 29—32 gezeichneten Querschnitte ergeben, nur von ganz geringer Ausdehnung sind.

Das alles aber sind Widersprüche so mannigfacher Art, daß ich außerstande bin, sie zum Ausgleich zu bringen, aus denen ich aber die Berechtigung ableite, auch die JULINschen Angaben über die Bildungsweise dieser ersten Spalten in Zweifel zu ziehen, deren Anbahnung der belgische Forscher wohl abbildet und beschreibt, deren tatsächlichen Durchbruch er jedoch keineswegs gesehen — denn, wenn er erst auf dem Stadium mit neun Spaltanlagen zwei Durchbrüche konstatiert, so dürfte die Annahme, daß diese den ersten Spaltanlagen entsprechen, wohl nur auf Vermutung beruhen.

Tatsächlich findet nun aber, wie meine Fig. 29—32 beweisen, dieser Durchbruch schon statt, bevor überhaupt die nächste Spaltanlage aufgetreten ist. In Fig. 30 ist das Spaltlumen allerdings noch durch Protoplasma verklebt, allein an der linksseitigen Kiemenöffnung (Fig. 32) ist die Spalte bereits passierbar.

In den Fig. 29, 30, von denen Fig. 30 die Mitte der Spaltanlage trifft, während Fig. 29 letztere nur schneidet, sucht man vergeblich nach einer irgendwie ins Auge fallenden Beteiligung des Ectoderms, vielmehr lassen beide Figuren, besonders aber Fig. 29, eine wesentliche Beteiligung auch seitens des Entoderms erkennen, so daß man wohl den Tatsachen am besten gerecht werden dürfte, wenn man annimmt, daß, wenigstens bei Bildung der ersten Spalte, das Entoderm mindestens in gleichem Maße wie das Ectoderm beteiligt ist. Schon hier möchte ich kurz anführen, daß, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, der Bildungsprozeß der späteren Kiemenspalten etwas anders zu verlaufen scheint und in der Tat der JULINschen Schilderung entspricht.

Bevor ich jedoch auf die späteren Stadien eingehe, möchte ich bemerken, daß die Oberflächenbilder der ersten Kiemenspalten darauf hinweisen, daß diese durchaus als selbständige, voneinander unabhängige Bildungen auftreten und daß nicht die Spur eines Zusammenhangs erkennbar ist. Sie treten im Flächenbilde (Fig. 33, 34) als kleine rundliche oder ovale, bald mit einer Perforation versehene

Stellen auf, die durch einen ansehnlichen Zwischenraum voneinander getrennt sind. Entsprechend diesen Oberflächenbildern muß ich annehmen, daß das zwei- bzw. dreispaltige Stadium sich aus dem einspaltigen ableitet, und daß an den Punkten X und XX in Fig. 30—32, an denen Entoderm und innere Peribranchialwand sich genähert haben, die Bildung der neuen Spalten vor sich gehen wird, ohne daß irgendeine Abhängigkeit von der alten Spalte erkennbar ist.

In bezug auf die Bildung der späteren Kiemenspalten möchte ich hervorheben, daß ich für diese die JULINsche Schilderung in wesentlichen Punkten bestätigen kann. In der Tat treten die späteren Kiemenspalten immer an den vorderen und hinteren Enden des Kiemendarmes auf und zwar in Form ebenso kleiner ovaler Anlagen (Fig. 39, 40, 41), wie ich selbst sie für die erste Spalte geschildert habe, die erst nachträglich zu ihrer definitiven Breite auswachsen. In Fig. 41 sieht man zwei solcher jungen Spaltanlagen vom Vorderende eines Stadiums mit etwa 16 Kiemenspalten, die eng aneinander gedrängt liegen und von denen ks_1 die ältere, ks_2 die jüngere ist. In den Fig. 35—38 sind Schnitte durch diese beiden Spalten wiedergegeben. Aus allen vier Schnitten, speziell an der Spalte ks_1, geht mit Deutlichkeit hervor, daß an der Bildung dieser das Ectoderm im Sinne JULINS tatsächlich einen hervorragenden Anteil genommen haben muß; ferner geht aber aus den Schnitten durch die jüngste Anlage ks_2, deren Lumen, wie Fig. 37 zeigt, noch nicht ganz geöffnet, sondern noch durch Protoplasma verklebt ist, auch hervor, daß das Entoderm doch auch hier nicht ganz unbeteiligt ist; denn wie sollte man sich die Entodermverdickung (*en*) auf den seitlichen Schnitten 35, 36 und 38 anders erklären können, als durch eine Beteiligung auch des Entoderms an der Bildung der neuen Kiemenspalten. Wenn demnach die späteren Kiemenspalten von *Pyrosoma* unzweifelhaft in ähnlicher Weise, wie ich es im vorigen Kapitel für *Polycyclus* dargetan, im wesentlichen einer Ectodermausstülpung des inneren Peribranchialepithels den Ursprung verdanken, so kann dennoch eine, wenn auch beschränkte, Beteiligung des Entoderms ebensowenig dort, wie hier, in Abrede gestellt werden.

Schließlich bleibt mir nur noch zu erörtern, ob denn diese späteren Kiemenspalten in Abhängigkeit voneinander oder selbständig entstehen. An älteren Präparaten sind zwar die jungen Spalten sehr eng aneinander gedrängt, wie in Fig. 41, aber bei etwas jüngeren kommt es doch des öftern vor, daß auch die jüngste Spalte von der nächst älteren durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt ist (Fig. 39). Offenbar hängt die mehr oder weniger gedrängte Lage lediglich von der Schnelligkeit ab,

mit der die Spalten sich nacheinander anlegen, so daß bei schneller Gangart des Prozesses der geringe verfügbare Raum allein die Aneinanderdrängung bedingt. Von einer Ableitung der neueren Spalten aus einem Knospungsprozeß an den nächst älteren kann aber keinesfalls die Rede sein, denn auch die Schnitte 35—38 geben für eine solche Annahme nicht die geringsten Anhaltspunkte an die Hand.

Die verdickte innere Peribranchialwand gibt für alle Kiemenspalten das gemeinsame Baumaterial ab und die einzelnen Spalten werden unabhängig voneinander angelegt. Die Spaltbildung beginnt in der Mitte und schreitet nach den Enden fort. Indem gleichzeitig die beiden Epithelien, von der Mitte nach dem Vorder- und Hinterende zu, sich aus dem indifferenten primitiven Zustand zu dem definitiven histologischen Charakter differenzieren, bleibt an den beiden äußersten Enden für lange Zeit eine Zone indifferenten bildungsfähigen Epithels bestehen, das dann das Material für die spätesten Spalten liefert.

Und nun zu den Folgerungen, die JULIN aus seinen Beobachtungen zieht, die zum Teil so weittragender Natur sind, daß sie, wenn sie richtig wären, *Pyrosoma* einen ganz andern Platz im System anweisen würden.

Alle die queren Kiemenspalten derselben Seite des Kiemensackes sollen sich nach JULIN auf Kosten der »ébauche commune« jener ovalen, peripher von den Randteilen der inneren Peribranchialwand deutlich abgegrenzten Zone anlegen, und diese »ébauche commune est l'homologue de la fente branchiale correspondante d'une Salpe et de l'une des 2 ou 3 fentes branchiales d'un Ascidien«. Ich habe nun aber nachgewiesen, daß solche ovale Zone tatsächlich nicht existiert, daß vielmehr die gesamte innere Peribranchialwand das Zellmaterial für die sämtlichen Kiemenspalten einer Seite liefert, ohne irgendwie nach der Peripherie zu scharf umgrenzt zu sein; daher fällt denn auch gleichzeitig der JULINsche Vergleich mit einem primären Protostigma (fente branchiale) vollständig ins Wasser und ebenso der durch gesperrten Druck auch bei JULIN hervorgehobene Satz: »*Pyrosoma* est donc un Tunicier pourvu d'une seule paire de fentes branchiales«.

Diese auf der einen irrigen Voraussetzung basierenden Fehlschlüsse JULINS mußten notgedrungen zu der weiteren Folgerung führen, daß die Gesamtheit der queren Kiemenspalten von *Pyrosoma* als eine einzige Längsreihe von Kiemenspalten aufzufassen sei, die als solche homolog ist der Summe der definitiven Kiemenspalten, in welche bei den übrigen Ascidien ein einziges Protostigma zerlegt wird.

»L'ensemble des stigmates branchiaux transverses«, heißt es wörtlich bei JULIN, »disposés en une rangée longitudinale unique, que pré-

sente chaque paroi latérale du sac branchial, est l'homologue de l'ensemble des stigmates qui, chez un Ascidien dérivent d'une même fente branchiale oblique ou transversale«. Selbstverständlich ist dieser Schluß ebenso falsch, wie die Basis, auf der er aufgebaut ist. Da die ovale Zone, die JULIN als Homologon seiner »fente branchiale« auffaßt, nicht existiert, können auf Grund meiner Ergebnisse die queren Kiemenspalten von *Pyrosoma* nur den Protostigmata der übrigen Ascidien homolog sein, deren weitere Teilung in definitive Kiemenspalten bei *Pyrosoma* ausnahmsweise unterblieben ist.

Schließlich will ich nicht unterlassen, noch einmal darauf hinzuweisen, daß die von JULIN zuerst nachgewiesene Faltenbildung und hervorragende Beteiligung des Ectoderms bei der Bildung der späteren Kiemenspalten tatsächlich nicht auf *Pyrosoma* beschränkt ist, wie der belgische Forscher glaubt, sondern, wie ich im vorigen Kapitel nachweisen konnte, unter den übrigen Ascidien auch bei *Polycyclus* vorkommt. Damit entfällt denn auch jeder Grund, *Pyrosoma* den übrigen Ascidien gegenüberzustellen.

Am Schlusse meiner Ausführungen gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SEELIGER, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die mir bei meinen Untersuchungen in reichstem Maße erwiesene Unterstützung durch Rat, Material und Literatur meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

Nicht minder bin ich Herrn Prof. Dr. WILL für das der Arbeit entgegengebrachte rege Interesse, für Materialüberlassung und tatkräftige Unterstützung zu herzlichem Dank verpflichtet.

Rostock, den 1. Juli 1906.

Literaturverzeichnis.

1. v. BENEDEN et CHARLES JULIN, Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusia (Phallusia scabroïdes nov. sp.). Archives de Biologie. Vol. V. 1885.
2. v. BENEDEN, P. J., Recherches sur l'embryogenie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Bruxelles 1846.
3. D. DAMAS, Contribution à l'étude des Tuniciers. Archives de Biologie 1904. Tome XX.
4. — Recherches sur le développement des Molgules. Archives de Biologie. Vol. XVIII. pag. 599. 1902.

5. D. Damas, Etude du sac branchial chez Ciona intestinalis (L.). Archives de Biologie. 17. 1901.

6. — et Selys Longchamps, de, Recherches sur le developpement post-embryonnaire et l'anatomie définitive de »Molgula ampulloides«. Archives de Biologie Vol. XVII. 1901.

7. Richard v. Drasche, Die Synascidien der Bucht von Rovigno. Wien 1883.

8. W. Garstang, On the development of the stigmata in Ascidians. From the Proceedings of the Royal Society. Vol. LI.

9. Charles Julin, Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVI. Leipzig 1904.

10. — Contribution à l'histoire phylogénétique des Tuniciers. Recherches sur le développement du péricarde, du cœur, et les transformations de l'épicarde chez les Ascidiens simples. Paris 1899.

11. de Lacaze-Duthiers et Ines Delage, Etudes sur les Ascides des côtes de France. Mémoires de l'Academie des sciences, Paris, Tome XLV. 1892—1897.

12. — Etudes anatomiques et zoologiques sur les Cynthiadées I. La Glande pylorique; II. Les charactères anatomiques et la classification. Arch. de Zool. experimentale et générale, 2. série. Vol. VII, 1889.

13. Fernand Lahille, Recherches sur les Tuniciers. Dissertation, Toulouse 1890.

14. Reinhold Riedlinger, Untersuchungen über den Bau von Styelopsis grossularia der Ostsee. Halle 1902.

15. L. Roule, Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Marseille 1884.

16. Oswald Seeliger, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, Supplement Tunicata, Lieferung 53—58, Leipzig 1905.

17. — Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. Diese Zeitschr., 1893, LVI. Bd. 3.

18. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Band: Tunicata (Manteltiere). Lieferung 21—25, Leipzig 1900.

19. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. XXIII. Bd. 1889.

20. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Band: Tunicata (Manteltiere). Lieferung 26—30. Leipzig 1901.

21. — Die Pyrosomen der Plankton-Expedition, Kiel u. Leipzig 1895.

22. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Band: Tunicata (Manteltiere). Lieferung 37—40. Leipzig 1903.

23. Marc de Selys Longchamps, Etude de la bronchie chez »Ascidiella scabroides«. Archives de Biologie. Vol. XVI. 1900.

24. Arthur Willey, On the Protostigmata of Molgula manhattensis (De Kay). Journal of microscopical science. Vol. 44. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

ap, äußere Peribranchialwand;
bl, Blutzellen;
ce, Cellulosemantel;
d, Darm;
dd, darmumspinnende Drüse;
ds, Dorsalfalte;
e, Egestionsöffnung;
eb, Eläoblast;
ec, Ectoderm;
ed, Enddarm;
en, Entoderm;
fg, Flimmergrube;
g, Ganglion;
gl, Anlage der Geschlechtsorgane;
i, Ingestionsöffnung;
il, inneres Längsgefäß;
ip, inneres Peribranchialepithel;
ks, Kiemenspalte, bez. Anlage ders.;
mg, Magen;
mz, Muskelzelle, Mesenchymzelle;
o, Ei;
p, Peribranchialraum;
po, Verdickungen des Peribranchialepithels.

Tafel XXV und XXVI.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparate entworfen. Bei den Untersuchungen wurde ein Winkelsches Mikroskop benutzt.

Die Figuren 1—7 beziehen sich auf *Ecteinascidia*, Fig. 8—24 auf *Polycyclus*, Fig. 25—28 auf *Styelopsis*, Fig. 29—41 auf *Pyrosoma*.

Fig. 1. Etwa $2^1/_2$ mm lange Knospe von *Ecteinascidia turbinata* Herdmann, von der linken Seite gesehen. Ocul. 2. Obj. 2.

Fig. 2. Ein Teil der mittleren Region des Kiemendarmes von Fig. 1 bei stärkerer Vergrößerung. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 3. Junge Spaltanlagen, einer anderen etwa $2^1/_2$ mm langen Knospe entnommen, auf dem Längsschnitt; ks_1, etwas seitlich getroffen. Ocul. 4. Obj. 8.

Fig. 4. Junge, eben durchgebrochene Spaltanlage einer etwa $2^1/_2$ mm langen Knospe. Spaltränder noch durch Protoplasma miteinander verklebt. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 5 *a*—*c*. Oberflächenbilder eines Kiemendarmes einer etwa 5 mm langen Knospe von im ganzen 25 Spaltreihen, die den Kiemendarm vollständig bedecken. *a*, vier Kiemenspaltenreihen der obersten, *b*, vier der mittleren, *c*, drei der untersten Region. Ocul. 2. Obj. 4.

Fig. 6. Teil des Kiemendarmes einer ausgebildeten *Ecteinascidia turbinata* Herdm. mit neuen intercalar auftretenden Kiemenspalten in verschiedenen Größen. Ocul. 2. Obj. 2.

Fig. 7. Die beiden Spaltanlagen *ks* von Fig. 6 bei stärkerer Vergrößerung. Ocul. 4 Obj. 8.

Fig. 8. Totalbild einer jungen etwa $^1/_2$ mm langen Knospe von *Polycyclus Renieri* Lam. Ocul. 2. Obj. 4.

Fig. 9. Vorderer und mittlerer Teil eines Frontalschnittes durch die rechte Kiemendarmseite einer jungen etwa $^1/_3$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 10. Ein Teil der mittleren Region voriger Figur bei stärkerer Vergrößerung. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 11. Hinterer Teil eines Frontalschnittes durch die rechte Kiemendarmseite einer etwa $^1/_2$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 12. Mittlerer Teil eines Frontalschnittes durch die linke Kiemendarmseite einer etwa $^1/_2$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 13/14. Hinterer bez. vorderer Teil eines Frontalschnittes durch die rechte Seite einer etwa $^1/_2$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 15. Vorderer Teil eines Frontalschnittes durch die linke Kiemendarmseite einer etwa 1 mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 16. Hinterer Teil eines Nachbarschnittes derselben Serie.

Fig. 17. Querschnitt durch eine *Polycyclus*-Knospe. Links ist die Protostigmaleiste getroffen. Ocul. 3. Obj. 4.

Fig. 18. Dorsalregion eines Querschnittes durch den vorderen Teil der Knospe. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 19. Querschnitt derselben Region eines etwas älteren Stadiums. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 20 *a—c*. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die erste Kiemenspaltenanlage in der Nähe des Endostyls. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 21. Region, links an die Dorsalfalte anschließend, aus einem Querschnitt durch den mittleren Teil einer *Polycyclus*-Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 22. Spaltenanlage in der Nähe eines inneren Längsgefäßes der rechten Kiemendarmseite. Querschnitt. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 23. Region links vom Endostyl eines Querschnittes durch den mittleren Teil einer *Polycyclus*-Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 24. Das innere Längsgefäß mit den Spaltanlagen auf einem Querschnitt. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 25. Linke Kiemendarmseite einer jungen *Styelopsis grossularia*, bei der gerade die 6. Kiemenspalte sich angelegt hat. Ocul. 2. Obj. 2.

Fig. 26. Kiemendarm einer jungen *Styelopsis* mit sieben Protostigmata. Das siebente ist in der Zeichnung vom Magen bedeckt. Ocul. 0. Obj. 2.

Fig. 27. Unteres Ende des Kiemensackes einer jungen *Styelopsis*, auf dem soeben die siebente Spalte zur Anlage gekommen ist. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 28. Unteres Ende des Kiemensackes eines Stadiums von *Styelopsis*, auf dem nur das 6., 7. u. 8. Protostigma wiedergegeben sind. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 29/30. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den rechten Peribranchialraum eines Stadiums von *Pyrosoma atlanticum*, auf dem die erste Kiemenspalte kurz vor dem Durchbruch ist. In Fig. 30 sind die Spaltenränder nur noch durch Protoplasma verklebt. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 31/32. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die linke Peribranchial- und Pharyngealwand eines Stadiums, auf dem die erste Kiemenspalte soeben durchgebrochen ist. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 33. Junge Knospe von *Pyrosoma atlanticum* Peron mit zwei Kiemenspalten. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 34. Etwas älteres Stadium von *Pyrosoma atlanticum* Peron mit vier Kiemenspalten. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 35—38. Vier aufeinanderfolgende Frontalschnitte, parallel zum Endostyl, durch die jüngste Spaltanlage des Hinterendes eines Stadiums mit im ganzen 15 Spalten. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 39. Vorderer Teil der linken Kiemendarmseite von *Pyrosoma atlan-*

ticum Peron mit einer jungen selbständig entstandenen Spaltanlage. Ocul. 3. Obj. 5.

Fig. 40. Kiemendarmwand eines Stadiums von *Pyrosoma* mit 16 Spalten. Ocul. 2. Obj. 4.

Fig. 41. Vorderende des Kiemendarmes eines Stadiums mit 16 Kiemenspalten mit zwei jungen Spaltanlagen, die eng aneinander gedrängt liegen und von denen ks_1 die ältere, ks_2 die jüngere ist. Ocul. 2. Obj. 4.

Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren.

Von

Walter Richter

(Rudolstadt-Thüringen).

Mit Tafel XXVII—XXIX und 13 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut Straßburg.)

Nach der heute noch allgemein geltenden Anschauung verläuft die Entwicklung der Hydromedusen in der schon von AGASSIZ (1862) auf Grund seiner Untersuchungen von *Syncoryne mirabilis* (*Coryne mirabilis* Agassiz) geschilderten Weise. AGASSIZ fand am Scheitel der jungen Medusenknospen eine Verdickung des Ectoderms (Glockenkern), die sich in das Innere einsenkt und den Entodermschlauch so einstülpt, daß er die Gestalt eines doppelwandigen Bechers annimmt. Die beiden Entodermblätter dieses Bechers (primäre Entodermlamelle, WEISMANN) verschmelzen in vier Längsstreifen miteinander (sekundäre Entodermlamellen, WEISMANN), so daß zwischen ihnen vier mit der Leibeshöhle (Magen) kommunicierende Hohlräume entstehen, die sog. Radialkanäle. In der weiteren Entwicklung höhlt sich der Glockenkern aus, legt sich dem Entoderm dicht an, und bildet die Auskleidung der so entstandenen Glockenhöhle. Indem sich der Boden der Höhle zum Manubrium erhebt, und ihre obere Wand nach außen durchbricht, ist die Grundform einer Meduse erreicht.

Diese Anschauung wurde, wie gesagt, allgemein als richtig anerkannt, nur zwei Autoren: ALLMAN (1871) und F. E. SCHULZE (1873) wichen in ihren Abhandlungen über die Entwicklung der Medusen mehr oder weniger von AGASSIZ ab, ihre Angaben fanden aber wenig Anklang.

Im Jahre 1878 wies CLAUS für die Schwimmglocken von *Halistemma tergestinum* die Existenz der Entodermlamelle nach, und übertrug damit die AGASSIZsche Auffassung auch auf die medusoiden Individuen der Siphonophoren. Eine weitere Bestätigung und einen

vollkommeneren Ausbau erfuhr diese Lehre durch WEISMANN (1883), der in seiner großzügigen Untersuchung über die Entstehung der Keimzellen der Hydrozoen seine bekannten weitgehenden Folgerungen über die Entstehung der Gonophoren aus rückgebildeten Medusen und die selbständige Wanderung der Keimzellen zog.

Alle diese bisherigen Angaben werden hinfällig durch den von GOETTE (1904) erbrachten Nachweis, daß in den jüngsten Medusenanlagen niemals ein doppelwandiger, einheitlicher Entodermbecher vorliegt, sondern stets vier getrennte Entodermschläuche. Diese Schläuche entstehen aus vier durch Täniolen getrennte Rinnen des Entoderms, indem die Zipfel dieser Magenrinnen völlig unabhängig vom Glockenkern als vier getrennte Schläuche (Radialschläuche) emporwachsen. Sie können sich einander sehr nähern, so daß es den Anschein erweckt, als ob sie zusammenstießen, sind aber in Wahrheit stets durch eine allerdings oft sehr feine Grenzlamelle voneinander geschieden. Der Glockenkern paßt sich bei seinem meist gleichzeitigen Vordringen ins Innere der Gestalt der Kanäle an, erscheint also anfangs vierkantig, da er auch in die zwischen den Kanälen liegenden Spalträume vordringt. Während der Ausdehnung der Umbrella platten sich die Radialschläuche ab, ihre Kanten werden zu soliden, immer breiter werdenden Platten, die dann sekundär in den Interradien miteinander verschmelzen, und so erst die sekundäre Entodermlamelle WEISMANNS, von GOETTE »Umbrellarplatte« genannt, bilden. Die weitere Entwicklung erfolgt, wie bisher angegeben, durch Erhebung des Manubrium usw.

Diese Feststellung des tatsächlichen Entwicklungsganges der Medusen muß naturgemäß die ganze bisherige Anschauung über die Beziehungen der Hydrozoa untereinander von Grund auf umgestalten, da durch sie nicht allein die AGASSIZsche Lehre, sondern auch alle aus dieser abgeleiteten Folgerungen über die erste Entstehung der Medusen aus Polypen, und die Beziehungen der Medusen zu den Gonophoren, hinfällig werden.

Da sich die Untersuchungen GOETTES jedoch nur auf die Hydromedusen erstreckten, war es wünschenswert, auch die Siphonophoren auf diese Befunde hin zu studieren; ich folgte daher gern der Aufforderung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. GOETTE, eine Bearbeitung der Entwicklung der Gonophoren bei Siphonophoren vorzunehmen. Meine ursprüngliche Absicht, eine möglichst große Zahl von Siphonophoren speziell auf diese Frage hin zu untersuchen, konnte ich leider für die vorliegende Arbeit nicht durchführen, da sich unerwartete technische und systematische Schwierigkeiten einstellten.

Ich möchte mich daher darauf beschränken, von all den untersuchten Formen hier nur von *Rhizophysa*, *Physalia* und *Hippopodius* eine möglichst eingehende Beschreibung der Entstehung der Keimzellen und der Entwicklung der Gonophoren zu geben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. GOETTE, bin ich für seine wertvollen Anregungen und zahlreichen Ratschläge zu großem Dank verpflichtet, desgleichen danke ich Herrn Privatdocenten Dr. E. BRESSLAU für die ebenso liebenswürdige wie unermüdliche Unterstützung, die er mir bei der Anfertigung der Arbeit zuteil werden ließ.

Rhizophysa filiformis Forskal.

Die anatomischen und histiologischen Verhältnisse der Geschlechtsorgane von *Rhizophysa* machen diese Form ganz besonders zum Studium der Entwicklung der Gonophoren geeignet. Die verschiedensten Entwicklungsstadien sowohl männlicher als weiblicher Geschlechtsindividuen sind an einer Kolonie zu finden, und infolge der frühen Bildung der Grenzlamelle zwischen Ecto- und Entoderm werden außerordentlich klare Bilder erzielt.

Trotzdem wurde diese Form bisher einer genaueren Untersuchung kaum unterworfen. Bei den älteren Autoren finden sich nur unklare Angaben, und auch GEGENBAUR (1854) gibt nur eine eingehende Beschreibung des Aufbaues und der einzelnen Anhänge des Stammes. Ausgebildete Geschlechtsorgane hat er nicht gefunden, doch glaubt er ihre Anlagen in »ein bis vier zwischen je zwei Einzeltieren stehenden Bläschen« erkannt zu haben. Er beobachtete, daß diese einfachen Ausstülpungen der Stammeswand sich in an der Basis eingeschnürte Bläschen verwandeln, die an der Oberfläche stumpf konische Erhabenheiten zeigen, so daß das Ganze die Gestalt der mittelalterlichen Morgensterne annimmt. Indem diese Erhabenheiten weiter auswachsen, zeigt das ganze Organ in der entwickeltsten Form, in der GEGENBAUR es antraf, die Gestalt eines Träubchens.

Nachdem KEFERSTEIN und EHLERS (1861) ebenfalls ein Exemplar ohne Geschlechtsorgane gefunden hatten, glaubt CHUN (1882) die auch von ihm beobachteten Träubchen mit größter Wahrscheinlichkeit als die späteren Geschlechtsindividuen bezeichnen zu können, da die Seitenäste dieser Trauben in ihrem Aufbau völlig den entsprechenden Teilen von *Physalia* gleichen.

Während bis dahin immer nur junge, noch nicht voll ausgebildete Kolonien untersucht waren, fand CHUN (1897) endlich ausgewachsene

Exemplare, deren Geschlechtsorgane er ausführlich beschreibt. Bei den jüngeren Exemplaren alternieren nach ihm die Geschlechtsträubchen regelmäßig mit den Polypen, während sich bei den älteren gelegentlich zwei bis sechs und mehr Trauben in den Internodien finden. Die Größe der Trauben nimmt stets von dem Pneumatophor nach dem unteren Ende des Stammes zu. Die Knospungszone für die Gonophoren rückt auffällig weit an dem Luftschirm des Pneumatophors in die Höhe; die jüngsten Knospen bestehen aus einer einfachen Hervorwölbung des Ecto- und Entoderms, letzteres von Anfang an mehrschichtig, den Binnenraum der Knospe fast ganz ausfüllend. »Erst später weitet sich die anfänglich spaltförmige Knospenleibeshöhle aus, und die ovale Form annehmenden Genitalanlagen treten als zweischichtige umfängliche Säckchen entgegen.«

An diesen Genitalsäckchen entstehen halbkugelige Knospen, die dem Ganzen eine maulbeerförmige Gestalt verleihen und aus diesen die 20—30 Seitenzweige der Genitaltraube. An jedem dieser Zweige wölbt sich eine relativ große Knospe vor, »welche durch Ausbildung eines Glockenkerns sich als die Anlage der voraussichtlich weiblichen Medusenglocke erweist«, die nun, »nach dem für knospende Anthomedusen bekannten Modus ihre Subumbrella, die Gefäßlamelle mit den vier in einem Ringkanal einmündenden Radiärgefäßen und das Velum anlegt«. Der von der Medusenglocke an gerechnete proximale Abschnitt des Seitenzweiges wird zum späteren Stiel mit den männlichen Gonophoren, der distale hingegen zum Genitaltaster. Die männlichen Gonophoren entstehen als einfache Erhebungen mit leicht verdicktem Entoderm, das aber bald fast den ganzen Binnenraum als mehrschichtige Lage erfüllt. »Schon aus diesen frühen Stadien ergibt es sich, daß die an das Ectoderm angrenzenden Entodermzellen als männliche Keimzellen aufzufassen sind, welche bei der durch Anlage des Glockenkerns bedingten Umformung in ein Medusoid, sich allmählich von dem eigentlichen Spadix-Epithel sondern und zwischen beide Schichten, nämlich dem dünnen ectodermalen Überzug des Manubriums und dem Spadix zu liegen kommen.« Eine Einwanderung in den Glockenkern konnte er nicht nachweisen. Außer der Kritik dieser CHUNschen Angaben von K. C. SCHNEIDER (1898), die sich hauptsächlich gegen die Auffassung der Genitaltrauben als verzweigte Blastostyle wendet[1], liegen neuere Untersuchungen über die Geschlechtsorgane von *Rhizophysa* nicht vor.

---

[1] Vgl. die Anmerkung auf S. 578.



Eigne Untersuchungen.

Da die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die erste Anlage der Geschlechtsknospen und deren Entwicklung zu Geschlechtsträubchen mit den Befunden von CHUN (bis auf seine Angaben über die Stellung des weiblichen Gonophors und des Genitaltasters, auf die ich später zurückkomme) übereinstimmen, so begnüge ich mich damit, auf dessen oben zitierte Angaben darüber hinzuweisen und beginne mit der Entwicklung der an den Seitenästchen der Traube knospenden Gonophoren.

Weibliche Gonophoren.

Die Anlage der weiblichen Gonophoren geht der Bildung der männlichen voraus. An den Seitenästchen der Genitaltraube, die ein einschichtiges Ectoderm besitzen, während das Innere fast ganz mit dichtgedrängten Entodermzellen angefüllt ist, zeigt sich jeweils ungefähr in der Mitte eine Vorwölbung aus einschichtigem Ecto- und Entoderm. Diese Knospe, deren Größe ungefähr ein Drittel der Dicke des Seitenästchens erreicht, ist die Anlage des weiblichen Gonophors. Schneidet man eine solch jüngste Knospe quer, so kann man auf den Schnitten gut verfolgen, wie das anfänglich kreisrunde Lumen der Knospe in ein vierzipfeliges übergeht. Ich gebe auf Taf. XXVII, Fig. 1 zwei Schnitte einer solchen Serie wieder. Der erste Schnitt (*a*) zeigt den untersten Teil der jungen weiblichen Knospe; sie ist hier noch nicht völlig aus dem Seitenast, aus dem sie entspringt, herausgewachsen, daher wird derselbe im Längsschnitt sichtbar. Im zweiten Schnitt (*b*) ist das vorher kreisrunde Lumen (*L*) deutlich vierzipfelig, vom Seitenast ist nur noch das Ectoderm getroffen. Auf den nächsten Schnitten verschwindet das Lumen völlig, und es zeigt sich nur noch eine gleichmäßige Entodermschicht; vom Glockenkern ist noch nichts zu sehen. Diese Befunde schließen sich durchaus an die Beobachtungen GOETTES an, der bei den Hydromedusen gleichfalls schon in dem unteren Ende der jüngsten Knospe, dem späteren Stiel des Gonophors, die durch vier getrennte Verdickungen des Entoderms (Täniolen) hervorgerufenen vier Magenrinnen fand.

Im nächst älteren Stadium haben die Vorgänge, die zum medusoiden Bau führen, schon begonnen. Untersuchen wir Längsschnitte einer solchen Knospe, da Querschnitte in diesem Stadium begreiflicherweise (vgl. Fig. 2) nur schwer instruktive Bilder ergeben, so finden wir, daß

die Zipfel der vier Magenrinnen zu vier getrennten Radialschläuchen emporzuwachsen beginnen, während gleichzeitig, aber völlig unabhängig davon, die Bildung des Glockenkerns einsetzt. Fig. 2 stellt den mittelsten Schnitt einer solchen Längsschnittserie dar. Man erkennt, daß auf der rechten Seite ein feiner entodermaler Kanal (*rad.*) sich aus der Magenhöhle (*L. H.*) erhebt, während auf der linken Seite eine derartige Ausstülpung nicht sichtbar ist. Wenn auch damit selbstverständlich nicht ohne weiteres bewiesen wird, daß dieser rechts emporwachsende Kanal eine direkte Fortsetzung der entsprechenden Magenrinne des Stieles ist, so zeigt dieser Befund doch immerhin, daß das Entoderm sich auf keinen Fall becherförmig einsenkt, um die sog. primäre Entodermlamelle zu bilden, sonst müßte sich ja notwendigerweise auch auf der andern Seite ein Lumen, d. h. ein Zwischenraum zwischen den beiden angeblich eingebuchteten Entodermblättern finden.

Nach der bisherigen Anschauung konnte allerdings in derart jungen Knospen eine solche Entodermlamelle noch gar nicht vorhanden sein, da ja, wie die Fig. 2 zeigt, der Glockenkern (*Glk.*), der diese Lamelle bilden soll, sich noch gar nicht in das Innere der Leibeshöhle eingesenkt hat. Er liegt noch ziemlich eben über dem Entoderm und entsteht nicht durch eine Einstülpung des gesamten Ectoderms, sondern durch eine rege Teilung einzelner basaler Ectodermzellen, die sich radiär anordnen, und so den Anfang zur Bildung eines Lumens im Inneren andeuten, während das eigentliche Ectoderm (*ect*) ununterbrochen über die Glockenkernanlage hinwegzieht.

Aber auch in dem nächsten Stadium, in dem sich der Glockenkern bereits völlig eingesenkt hat, ist von einer primären Entodermlamelle nichts zu sehen; wiederum zeigt sich in einem Längsschnitt (Fig. 3) auf der rechten Seite die Lichtung des jetzt bereits hoch emporgewachsenen Kanals (*rad.*), während erst auf den nächsten Schnitten der linke Kanal sichtbar wird und der rechte wieder verschwindet. Beweisen schon derartige Längsschnitte, daß es sich auch hier nicht um eine primäre Entodermlamelle handeln kann, sondern höchstens um eine sekundäre, so zeigt ein Querschnitt durch ein gleichaltes Stadium, daß auch eine solche nicht vorliegt. Ich bilde in Fig. 4 absichtlich einen etwas schräg getroffenen Schnitt ab, da er mir instruktiver erscheint. Der Glockenkern, der nach der bisherigen Anschauung in den jüngsten Stadien sich unbedingt als ein kreisförmiges Gebilde zeigen müßte, während erst nach der Verschmelzung der Entodermlamelle die oft angetroffene vierzipfelige Gestalt als sekundäre Bildung verständlich wäre, tritt hier von Anfang an vierzipflig auf. Da die Enden dieser Zipfel bis an das Ectoderm

reichen, so kann eine ununterbrochene Entodermschicht auch hier nicht vorliegen. Von den Kanälen (*rad.*) sieht man in der Fig. 4 nur den unteren und den linken deutlich, während die beiden andern gar nicht getroffen sind, da der Schnitt hier durch den höher gelegenen Teil der Knospe ging, wo die Lichtungen noch fehlten. — Die in den Fig. 3, 4 sichtbaren Nesselzellen (*n*) bilden sich schon frühzeitig im Ectoderm der Seitenästchen (Fig. 1). Bei der Hervorwölbung der Gonophoren gelangen sie auch in diese, wo sie sich besonders in den männlichen Gonophoren an der Spitze derselben anhäufen.

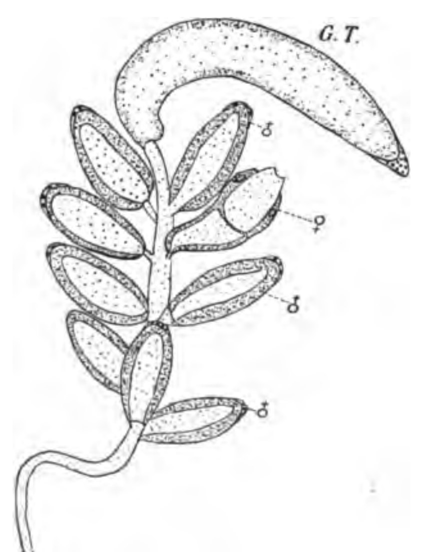
Dadurch, daß wir in diesen jüngsten Knospen zuerst einen bereits emporwachsenden Kanal ohne Glockenkern (Fig. 2), dann den eingesunkenen Glockenkern mit vier getrennten Radialschläuchen (Fig. 3 und 4), also weder eine primäre, noch sekundäre Entodermlamelle gefunden haben, wird wohl hinreichend bewiesen, daß die von Goette angegebene Art der Entwicklung durch vier getrennte Radialschläuche auch bei *Rhizophysa* vorliegt. Immerhin könnte noch behauptet werden, daß zwischen den von mir abgebildeten Knospen ein Stadium existiere, in dem die primäre wie sekundäre Entodermlamelle nachweisbar sei. Diesen Einwand muß ich für *Rhizophysa* bestehen lassen. Da aber, dieses Zwischenstadium vorausgesetzt, der in der jüngsten Knospe (Fig. 2) deutlich sichtbare Kanal nicht erklärt werden könnte, da wir ferner bei der so nah verwandten *Physalia* sehen werden, daß ein derartiges hypothetisches Zwischenstadium nicht existiert, und da endlich die sog. sekundäre Entodermlamelle erst in den jetzt zu besprechenden Stadien auftritt, so halte ich die bisherige Auffassung der Entwicklung für widerlegt, so lange nicht in so jungen Stadien, wie die besprochenen, eine ununterbrochene Lamelle auf Querschnitten nachgewiesen wird.

Wir haben bisher nur die ganz jungen Knospen untersucht, die besonders für Querschnitte nicht leicht zu orientieren waren, da sowohl weibliche, wie männliche Gonophoren nicht rechtwinklig aus dem Seitenast, sondern schräg nach oben gerichtet hervorwachsen. Schon in den nächstälteren Knospen haben sich die bisherigen ursprünglichen Verhältnisse völlig geändert. Der Glockenkern, dessen Zellen sich schon im vorhergehenden Stadium (Fig. 3) radiär geordnet hatten, und so deutlich den Anfang der späteren Glockenhöhle (*Gl.H.*) zeigten, hat sich vom Ectoderm zurückgezogen, und die jetzt erst zusammenstoßenden Entodermschläuche sind miteinander zur Bildung der Umbrellarplatte, wie Goette die sekundäre Entodermlamelle Weismanns nennt, verwachsen. Doch kann man auch hier noch auf Querschnitten deutlich sehen, daß die Kanäle ursprünglich getrennt waren, da bisweilen (in

Fig. 5 oben rechts) die Verbindung des Glockenkerns mit dem äußeren Ectoderm noch durch eine dünne Lamelle aufrecht erhalten ist. In gleicher Weise spricht hierfür auch die aus der Lage der Kerne gut erkennbare radiäre Anordnung der Entodermzellen um das Lumen der einzelnen Kanäle. Selbst wo diese Anordnung nicht mehr so klar hervortritt, wie in den älteren Stadien (Fig. 6), ist doch niemals eine ununterbrochene Zweischichtigkeit des Entoderms nachweisbar.

So zeigt also *Rhizophysa* in zwei in der Entwicklung nur wenig voneinander getrennten Stadien erstens und zwar gerade in den jüngsten Knospen, die von Goette für die Hydromedusen angegebenen ursprünglichen, getrennten vier Radialschläuche, anderseits erst in den etwas älteren Knospen die zusammenhängende Entodermschicht, die bisher als Entodermlamelle für die ursprüngliche Bildung galt.

Bei der weiteren Entwicklung kommt es zur Bildung des Ringkanals in der Spitze des Gonophors. Dies geschieht hier nicht dadurch, daß die Kanäle nach oben zu sich einander nähern und dann verwachsen, sie verlaufen vielmehr bis an ihr Ende getrennt. Allmählich treten in dem zwischen den oberen Enden der Kanäle liegenden Entoderm Spalträume auf (Fig. 6 **), die nach und nach mit den Kanälen in Verbindung treten und so zu einer völligen Verschmelzung führen. Der Glockenkern, der seine vierkantige Gestalt noch ziemlich lange beibehält, rundet sich allmählich mehr und mehr ab, während in seinem Inneren die Glockenhöhle sich immer weiter ausweitet. Zuletzt bildet der Glockenkern nur mehr ein einschichtiges Epithel, das sich dem Entoderm eng anlegt (Fig. 7 *ect''*). Es ist somit der medusoide Bau des weiblichen Gonophors im wesentlichen erreicht, zu einer Erhebung des Entodermbodens und zur Bildung des Manubriums kommt es bei den von mir untersuchten ältesten Formen nicht, auch ein vollständiger Durchbruch des Ectoderms an der Spitze, und somit eine Öffnung der Glockenkernhöhle



Textfig. 1.
Ausgebildeter Seitenast einer Genitaltraube von *Rhizophysa*. *G.T.*, Genitaltaster. ♂ männliche, ♀ weibliche Gonophoren. Vergr. ungefähr 15 ×.

nach außen, wurde nicht beobachtet; das Ectoderm verdünnt sich dort zwar außerordentlich, doch bleibt die Höhle immer durch eine starke Lamelle verschlossen (Fig. 7).

Betreffs der Stellung des weiblichen Gonophors am ausgebildeten Seitenast kann ich die Angaben CHUNS (1897a) nicht bestätigen. Bei den von mir untersuchten größten Genitaltrauben waren, wie ein Blick auf Textfig. 1 lehrt, an den Seitenästchen stets drei Regionen zu unterscheiden. Das unterste Drittel bildet der lang ausgezogene Stiel, das zweite Drittel die Ansatzstelle der Gonophoren, weibliche wie männliche, das letzte Drittel endlich der durch eine Einschnürung deutlich abgehobene Genitaltaster. In der Region der Gonophoren steht die weibliche nicht an der Spitze, sondern an der Basis des oberen Drittels dieser Region, so daß oberhalb ihrer Ansatzstelle noch zwei bis drei männliche Gonophoren entspringen.

Wenn CHUN schreibt: »Die Medusenglocke markiert die Grenze zweier Abschnitte des Seitenzweiges, welche verschiedene Bedeutung gewinnen, insofern die proximale Hälfte den späteren Stiel mit den männlichen Gonophoren umfaßt, die distale hingegen zum Genitaltaster sich umbildet«, und auch eine entsprechende Figur abbildet (Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1897 S. 103), so muß ich, da ein Versehen bei der Größe der Objekte nicht anzunehmen ist, eine Deutung dieser so verschiedenen Befunde dahingestellt sein lassen.

Über den Ort der Entstehung der Keimzellen herrscht noch immer tiefes Dunkel. Selbst bei den ältesten bisher untersuchten weiblichen Gonophoren konnte nicht eine Andeutung der beginnenden Differenzierung beobachtet werden. Es wird daher allgemein angenommen, daß die Eizellen erst nach der Loslösung der ganzen Genitaltraube oder einzelner Stiele während ihres freien Lebens zur Reifung kommen; ich werde bei der Besprechung der weiblichen Gonophoren von *Physalia* näher auf die Frage eingehen.

Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Die männlichen Gonophoren von *Rhizophysa*, wie die einiger andrer Siphonophoren zeigen im ausgebildeten Zustand nur zwei Radialkanäle, und bieten dadurch ein interessantes Objekt für die Frage, wie sich in diesem Falle einesteils die Magenrinnen in den Knospen, anderseits der Glockenkern bei seinem Vordringen ins Entoderm verhalten. Wie wir bei den weiblichen Gonophoren gesehen haben, setzt die Entwicklung in den jüngsten Knospen stets mit der Entstehung von vier Magen-

rinnen ein, die dann zu den Radialkanälen überleiten. Für die nur zwei Kanäle besitzenden männlichen Gonophoren hätten wir also eine entsprechende Reduktion der Magenrinnen in den jüngsten Knospen zu erwarten. Schneidet man eine ganz junge männliche Knospe quer, so findet man zunächst an der Basis ein vierzipfeliges Lumen, wie in den weiblichen Gonophoren (Fig. 8 *a*). Verfolgt man die Schnittserie bis an die Spitze der Knospe, so verschwinden zwei einander gegenüberliegende Zipfel (Fig. 8 *b*) und das Lumen des Stieles wird deutlich zweizipflig, d. h. schlitzförmig (Fig. 8 *c*), bis es dann in den letzten Schnitten völlig verschwindet und nur noch ein einheitliches Entoderm vorliegt.

Diese Übereinstimmung in der Zahl der Magenrinnen und der aus ihnen, wie wir sehen werden, hervorgehenden Radialschläuche beweist zur Genüge, daß das Auftreten und die Zahl der letzteren ausschließlich von der Bildung der Magenrinnen[1] abhängt.

Der Übergang der Magenrinnen in die Schläuche, den ich bei den weiblichen Knospen auf Querschnitten nicht verfolgen konnte, ist hier gut zu beobachten, wie z. B. Schnitt *a* der in Fig. 11 abgebildeten Serie zeigt, der gerade die Ebene getroffen hat, in der sich die Kanäle von der Magenhöhle der Knospe abzweigen. In den nächsten Schnitten finden sich dann nur noch die beiden Kanäle, die innerhalb der sehr starken Entodermschicht zur Knospenspitze hinziehen und sich dabei immer mehr dem Ectoderm nähern (Fig. 11 *b*, *rad.*). Wenn auf diesen Schnitten die Kanäle in der Regel nur als einfache Löcher im Entoderm (ohne deutliche Zellabgrenzung) erscheinen (Fig. 11 *b*), so liegt dies daran, daß die Kanäle infolge der starken Krümmung, in der sie nach oben ziehen (Fig. 10 *rad.*), meist nicht genau quer getroffen werden. Der Glockenkern wird erst auf noch höher durch den Apex der Knospe geführten Schnitten sichtbar (Fig. 11 *c*, *Gl.K.*), da er, wie wir sehen werden, überhaupt nicht tief in das Entoderm vordringt.

Seine Bildung beginnt, wie bei den weiblichen Gonophoren, mit einer Vermehrung der Ectodermzellen am Scheitel der Knospe, wie dies Fig. 9, das jüngste beobachtete Stadium, aufs deutlichste erkennen läßt. Nachdem sich die tiefer liegenden Zellen radiär geordnet haben, dringt ihre Masse nach innen gegen das centrale Entoderm zwischen den beiden

[1] Derartige Magenrinnen, d. h. Einbuchtungen des Entoderms, finden sich auch in den andern Anhängen des Siphonophorenstockes, besonders in den Tastern, z. B. bei *Physalia*, wo ihre Zahl zwischen 3 und 8 variiert. Für die Gonophoren hat sich im Laufe der Zeit die Vierzahl der Magenrinnen fixiert, die sich dann sekundär (bei den männlichen Knospen von *Rhizophysa*) wieder auf zwei reduzieren.



Kanälen vor, und höhlt sich sackförmig aus (Fig. 10). Nach der bisherigen Anschauung müßte dieser gerade in das Innere vordringende Glockenkern stets einen kreisförmigen Querschnitt haben, da er ja das Entoderm becherförmig einstülpen soll. Wir sahen aber bei den weiblichen Gonophoren bereits, daß dies nicht der Fall ist, dort erschien er vielmehr, den vier getrennten Radialschläuchen entsprechend, vierzipflig. In einer ganz neuen Gestalt aber erscheint er bei den männlichen Gonophoren. Da er bloß zwischen zwei Radialschläuchen liegt, nimmt er in Anpassung an diese im Querdurchschnitt eine ovale Form an. Im Schnitt *c* der Fig. 11, der durch das obere Ende des Gonophors geht, ist diese Gestalt des Glockenkerns gut erkennbar. Er stößt oben und unten an das Ectoderm an, ein Zeichen, daß auch hier wieder die Kanäle getrennt auftreten. Die in diesem Schnitt auftretende seltsame Verzerrung nach der einen Seite (Fig. 11 links unten) ist daraus zu erklären, daß der Glockenkern niemals genau senkrecht in das Innere vordringt, sondern immer nach einer Seite hin verschoben, wie dies ja aus Fig. 10 ersichtlich ist. Diese Asymmetrie ist oft so stark ausgebildet, daß dadurch die Querschnitte bei der ersten Durchsicht fast unverständliche Bilder geben.

In dem Längsschnitt durch ein solches etwas jüngeres Stadium (Fig. 10) sieht man, wie schon erwähnt, deutlich den nur auf einer Seite in weitem Bogen bereits hoch emporgewachsenen Kanal (*rad.*), während der Glockenkern noch nicht völlig ins Innere vorgedrungen ist. Ich habe diese Verhältnisse, die das selbständige Emporwachsen der Kanäle so schön demonstrieren, schon bei den weiblichen Knospen besonders hervorgehoben. Ich glaube, daß so klare Befunde, wie sie hier die männlichen Gonophoren bieten, die Lehre von der Existenz einer primären doppelwandigen Entodermlamelle bei den Siphonophoren endgültig beseitigen müssen. Denn wie sollte sich hier der Kanal durch Verschmelzung der Lamelle gebildet haben, wo doch der Glockenkern, der diese Lamelle erst bilden soll, noch nicht einmal um ein Drittel der ganzen Länge des Kanals vorgedrungen ist.

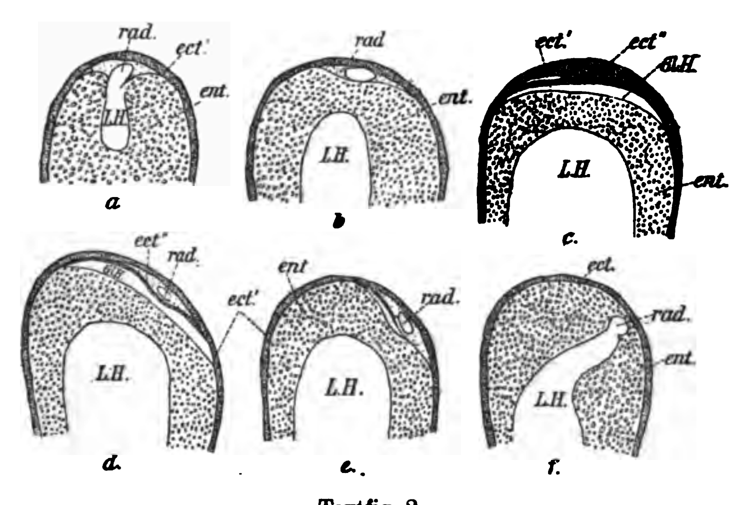
Die weitere Entwicklung des Gonophors zum medusoiden Bau geschieht hier in sehr einfacher Weise, wie auch bei den andern von mir untersuchten Siphonophoren gerade von den männlichen Gonophoren oft die einfachsten Wege zur Erreichung dieses Zieles eingeschlagen werden, was allerdings nicht ausschließt, daß in andern Fällen diese Entwicklung bis zur Unkenntlichkeit kompliciert sein kann. Die Veranlassung zu dieser vereinfachten Entwicklung geben die bei *Rhizophysa* sehr früh auftretenden Keimzellen. Sie differenzieren sich nicht

erst in den Gonophoren, sondern schon in den Seitenästchen, an denen diese knospen. Schneidet man ein derartiges Ästchen ungefähr in dem Alter, in dem die weibliche Gonophorenknospe sich gerade anlegt, längs, so findet man in dem vielschichtigen Entoderm zahlreiche Kernteilungen, wie sie gerade für die Spermatogenese typisch sind. CHUN scheint diese Stadien übersehen zu haben, denn er schreibt (1897a, S. 69): »Sobald die männlichen Gonophoren sich halbkugelig abrundeten, erfüllt das Entoderm fast den ganzen Binnenraum als mehrschichtige Lage. Schon auf diesen frühen Stadien ergibt es sich, daß die an das Ectoderm angrenzenden Entodermzellen als männliche Keimzellen aufzufassen sind.«

Aus dem Seitenast wandern die Keimzellen mit den noch indifferenten Entodermzellen nun in Mengen in die jungen Gonophorenknospen ein, wo sie sich besonders in dem oberen Teil anhäufen. Infolgedessen findet der Glockenkern bei seinem Vordringen ins Innere schon eine vielschichtige solide Lage von Zellen vor, und wird an seiner weiteren Entwicklung zur typischen Glockenhöhle gehindert. Während sonst erst die Glockenhöhle durch die einwandernden Keimzellen sekundär wieder verdrängt wird, bleibt sie hier von Anfang an spaltförmig, so daß der Glockenkern der Entodermkuppe wie eine Calotte aufsitzt (Fig. 12).

Die bisher abgebildeten Längsschnitte (Fig. 10 u. 12) waren alle so getroffen, daß die Schnittrichtung die längere Seite des ovalen Gonophors traf, so daß also auch die beiden in dieser Ebene liegenden Kanäle zugleich, oder kurz hintereinander in der Serie sichtbar wurden. Solche Schnitte sind jedoch ohne spezielle Orientierung verhältnismäßig selten zu sehen, viel häufiger wird das Gonophor in einer andern, zu der oben beschriebenen Richtung mehr oder minder rechtwinkelig stehenden Ebene getroffen, also etwa parallel der Linie *A—B* der Fig. 11 *b*. Eine Längsschnittserie durch ein in dieser Richtung getroffenes Gonophor, das etwas älter ist, wie das der Fig. 12, gebe ich in Textfig. 2 wieder. In Schnitt *a* ist der Übergang der Leibeshöhle (*L. H.*), die nur in ihrem oberen Ende getroffen ist, in den schon halb quer getroffenen ersten Kanal (*rad.*) zu sehen. In dem zweitnächsten Schnitt *b* kommuniciert die Leibeshöhle, bis unten sichtbar, mit der des Stammes, der Kanal ist jetzt ganz quer getroffen und liegt dem Ectoderm dicht an; der Glockenkern ist auf diesem Schnitt noch nicht sichtbar. Der Schnitt *c* geht bereits durch die Mitte des Gonophors, es ist hier natürlich von den Kanälen nichts zu sehen, wohl aber erkennt man den Zusammenhang des Glockenkerns mit dem äußeren Ectoderm. Von dem Glockenkern selbst ist in diesen Stadien immer nur die obere Wand, die bei

normaler Entwicklung das Subumbrellarectoderm (*ect''*) bilden würde, gut erkennbar, sie liegt in diesem Schnitt dem Ectoderm, in dem Schnitt, wo der zweite Kanal sichtbar wird (*d*), dem Entoderm desselben dicht an. Der Boden des Glockenkerns, der in dem etwas jüngeren Stadium (Fig. 12) noch nachweisbar war (*ekt'''*), ist hier so dünn geworden, daß er nicht mehr als gesonderte Schicht nachzuweisen ist. Der zweite Kanal, der auf Schnitt *d* zuerst auftrat, erscheint hier und auf den folgenden Schnitten (*e*) quer getroffen, genau wie in dem entsprechenden Schnitt *b* der erste Kanal, nur daß jetzt die Glockenhöhle und die obere Wand des Glockenkerns gut erkennkar sind. In diesen, wie in den

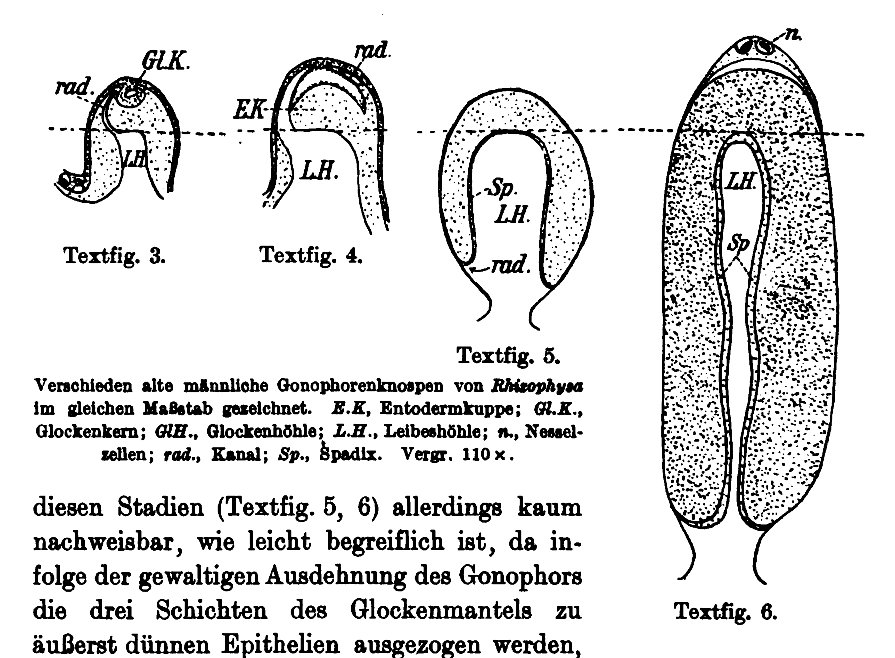


Textfig. 2.
Ausgewählte Schnitte einer Längsschnittserie durch ein männliches Gonophor von *Rhizophysa*. *ect.*, Ectoderm; *ent.*, Entoderm; *L.H.*, Leibeshöhle; *Gl.H.*, Glockenhöhle; *rad.*, Radialkanal. Vergr. ungefähr 154×.

weiteren Schnitten, ist das wohl auf dieser Seite etwas gekrümmte Gonophor schräg getroffen, man sieht daher den Kanal nicht mehr in der Mitte, sondern nach rechts verschoben. Auf dem letzten Schnitt *f* endlich geht der Kanal in die Leibeshöhle über. — Fig. 13 zeigt einen Querschnitt durch ein etwas älteres Gonophor, und ist wohl aus den Längsschnitten (Fig. 12 und Textfig. 6) ohne weiteres verständlich.

Die wesentlichste Erscheinung der nun folgenden Entwicklungsvorgänge besteht in einer starken Vermehrung der Keimzellen innerhalb des Entoderms der Gonophoren, wie ein Blick auf die im gleichen Maßstabe gezeichneten Textfig. 3—6 ohne weiteres erkennen läßt. Infolge dieser Vermehrung der Keimzellen werden die ganzen Gonophoren

außerordentlich stark in die Länge gestreckt, bis sie etwa das Vier- bis Fünffache ihrer ganzen ursprünglichen Höhe erreichen (Fig. 6). Gleichzeitig findet dabei eine stetig fortschreitende Verwachsung der Täniolenränder nach unten zu statt, so daß schließlich die Abzweigung der auf diese Weise sehr stark verlängerten Radialkanäle von der Leibeshöhle ganz unten am Stiel des Gonophors (Textfig. 5, 6 *rad.*) erfolgt, während sie früher (Textfig. 4) etwa in der Mitte des Gonophors sich befunden hatte. Auf Längsschnitten sind die Radialkanäle in



Textfig. 3. Textfig. 4. Textfig. 5. Textfig. 6.

Verschieden alte männliche Gonophorenknospen von *Rhizophysa* im gleichen Maßstab gezeichnet. *E.K*, Entodermkuppe; *Gl.K.*, Glockenkern; *GlH.*, Glockenhöhle; *L.H.*, Leibeshöhle; *n.*, Nesselzellen; *rad.*, Kanal; *Sp.*, Spadix. Vergr. 110×.

diesen Stadien (Textfig. 5, 6) allerdings kaum nachweisbar, wie leicht begreiflich ist, da infolge der gewaltigen Ausdehnung des Gonophors die drei Schichten des Glockenmantels zu äußerst dünnen Epithelien ausgezogen werden, die alsdann, dicht aneinander gelagert, als eine einzige Schicht erscheinen. Nur auf Querschnitten gelingt es in diesen Stadien bisweilen noch bei Anwendung starker Vergrößerung die Radialkanäle und die einzelnen Schichten ihrer Umgebung zu unterscheiden.

Mit diesen Vorgängen, die gleichzeitig das ganze Aussehen der Knospen von Grund aus verändern, hat die medusoide Ausbildung des männlichen Gonophors ihren Abschluß erreicht. Da nach dem ganzen Bau derselben eine Spadixplatte nicht auftreten konnte, so entsteht hier naturgemäß der sog. Spadix auch nicht durch Ausstülpung einer solchen Bildung, sondern passiv aus dem die Keimzellen umschließenden Entoderm (Textfig. 4, 5 *Sp.*). — Die männlichen Keimzellen haben also bei *Rhizophysa* ihre definitive Lage im Entoderm

bzw. zwischen Entoderm und innerem Blatt des Glockenkerns frühzeitig erreicht. Von einer Auswanderung derselben in das Ectoderm kann hier nicht die Rede sein. Die Bildung eines Ringkanals und die Öffnung des Glockenkernmantels an der Spitze des Gonophors wurden nicht beobachtet, es bilden sich vielmehr am Scheitel reichlich Nesselzellen, so daß der Mantel, der sich fast immer an der Spitze etwas von der Keimzellenschicht abhebt, hier bedeutend verdickt erscheint (Textfig. 5).

Physalia physalis Linné.

Die von mir untersuchten Exemplare verdanke ich der Freundlichkeit des Assistenten am hiesigen Institut, Herrn Privatdocenten Dr. E. Bresslau, der auf einer Reise nach Brasilien an der Küste von Pernambuco Hunderte von Physalien vom Wind an den Strand geworfen fand. Die in einer 4%igen Formollösung konservierten Tiere ergaben bei meinen Untersuchungen recht gute Präparate, so daß ich auch bei den feinsten Schnitten noch tadellose Bilder erhielt.

Systematische Untersuchungen konnte ich nicht vornehmen, da mir nur atlantische Formen zur Verfügung standen. Ich muß mich daher auf Chun beziehen, der (1897a) schreibt: »Mir liegt ein reichhaltiges Material (reichhaltiger vielleicht, als je einem Beobachter zur Verfügung stand) von Physalien aus dem Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ocean vor. Da ich zudem an den Kanarischen Inseln Gelegenheit fand, mich mit dem wechselnden Habitus der lebenden Kolonien vertraut zu machen und verschiedene Jugendformen zu beobachten, so werde ich immer mehr in meiner schon früher geäußerten Auffassung bestärkt, daß nur zwei große Faunengebiete: das atlantische und indo-pacifische sich umgrenzen lassen, welche durch je eine charakteristische Art ausgezeichnet sind.« Demgemäß unterscheidet Chun nur die indo-pacifische »*Physalia utriculus*« und die atlantische, bisher meist *Physalia Caravella* genannte Form, die er *Physalia Arethusa* nennt, da dieser Name bereits im Jahre 1756 von Patrick Browne eingeführt wurde. Wenn Chun damit auch den Grundsätzen der Priorität folgt, so haben doch nach den neuen Nomenclaturregeln erst die seit Linnés Systema Naturae, 10. Aufl. (1758) gegebenen Namen Anspruch auf Gültigkeit. Da Linné hier die atlantische *Physalia* »*Holothuria physalis*« nennt, so müssen, wie dies auch Schneider (1898) schon betont, die atlantischen Formen als »*Physalia physalis*« bezeichnet werden.

Die erste eingehende Beschreibung der Geschlechtsorgane von *Physalia* findet sich bei Leuckart (1851). Er beobachtete besondere rötlich gefärbte Träubchen, die zwischen den einzelnen größeren Saugröhren versteckt sind. Vermittels eines Stieles sitzen diese Träubchen in mehrfacher Anzahl den einzelnen Saugröhren an; der Stiel zeigt zahlreiche Verästelungen, deren Zweige (vgl. Textfig. 7) in ebenso viele längliche, blindgeschlossene Schläuche oder Bläschen auslaufen. »Daß diese Schläuche bloße unentwickelte Saugröhren sind, wird durch die Anwesenheit von Leberzellenhaufen im Inneren außer Zweifel gesetzt.« An den verästelten Stielen sitzen zahlreiche, bald kleine, eiförmige oder kugelrunde, bald große, am äußersten Ende abgeflachte, und selbst mit einem grubenförmigen Eindruck versehene, glockenartige Bläschen. Über den feineren Bau dieser Bläschen führten Leuckarts Untersuchungen zu keinem Resultat, er kann daher nach Analogie mit entsprechenden Bildungen verwandter Tiere nur behaupten, »daß diese Bläschen keine Geschlechtsorgane darstellen, sondern mehr oder minder entwickelte Individuen einer zweiten Generation, die an derselben auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospenbildung entstehen und zu einer geschlechtlichen Fortpflanzcng befähigt sind, während die Röhrenquallen beständig geschlechtslos bleiben«.

Einen Schritt weiter in der Deutung dieser Bildungen geht Huxley (1858), der die kleineren Bläschen bestimmt als männliche Gonophoren erkennt, während er die neben diesen sitzenden medusenartigen Knospen für die Anlage der weiblichen Geschlechtstiere hält, die sich erst nach der Ablösung von der Kolonie weiter entwickeln. Dieser Vermutung stimmt Chun (1882) bei, da er in den hin und wieder an reifen Geschlechtstrauben gefundenen Gallertstielen die unteren stielförmigen Abschnitte bereits abgelöster weiblicher Medusen zu erkennen glaubt. Später (1897a) überzeugte er sich an jungen Geschlechtstrauben, daß diese Deutung eine irrtümliche war, und beschreibt die vermeintlichen Stiele jetzt als eigenartige Polypoide, für die er die Bezeichnung »Gallertpolypoide« vorschlägt, da diese Bezeichnung an ihre definitive Gestaltung anknüpft, ohne über die völlig rätselhafte physiologische Bedeutung etwas zu sagen. Diese Auffassung wird von Schneider (1898) sehr heftig zurückgewiesen; er hält die fraglichen Gebilde für junge Medusenanlagen vor der Einstülpung der Subumbrella, und glaubt, daß diese, wie die distal gelegenen, vollkommener ausgestatteten Anlagen nach Loslösung der ganzen Genitaltrauben zur völligen Entwicklung gelangen.

Eine eingehende Darstellung der Entwicklung der Geschlechts-

organe findet sich weder bei CHUN, noch bei SCHNEIDER; die von beiden gegebene Beschreibung des Aufbaues der Geschlechtstrauben und der Gonophoren werde ich bei der Besprechung meiner Befunde näher berücksichtigen; es bleiben mir, da WEISMANN *Physalia* nicht untersuchte, nur noch die recht interessanten Angaben SEITARO GOTOS (1897) zu erwähnen übrig.

Das jüngste von GOTO beobachtete Entwicklungsstadium der männlichen Gonophoren ist eine einfache aus Ecto- und Entoderm bestehende zitzenförmige Knospe des Stieles. Eine mit der Leibeshöhle kommunicierende Öffnung des Entoderms ist nicht nachweisbar, und dieser Mangel nach der Ansicht von GOTO auf die sehr früh beginnende starke Wucherung der Entodermzellen, die zur Keimbildung führt, zurückzuführen. Der Glockenkern senkt sich daher bei seinem Vordringen direkt in die solide Masse des Entoderms ein. Er hat meist eine mehr oder weniger verlängerte, zuweilen aber auch eine abgeflachte Kegelform und besitzt gewöhnlich eine verschieden stark ausgebildete geräumige Höhle. Seinen Ursprung verdankt er der Einwanderung interstitieller Zellen des Ectoderms, die die Stützlamelle zwischen Ecto- und Entoderm vor sich herstülpen, das eigentliche Ectoderm bleibt dabei völlig unberührt. Die durch dieses Vordringen bewirkte Einstülpung des Entoderms sieht GOTO nicht als eine bloße mechanische Wirkung des Glockenkerns an, sondern sucht sie zu erklären durch ein »vom Mechanischen unabhängiges, dem Entoderm einwohnendes Wachstumsgesetz«. »Diese Ansicht«, schreibt GOTO weiter, »wird dadurch wesentlich gestützt, daß in fast allen Schnitten des ersten Entwicklungsstadiums des männlichen Gonophors ein Raum, sei er groß oder klein, schon vorhanden ist, und daß die interstitiellen Zellen in diesen Raum einzuwandern scheinen.«

Die Entstehung der Radialkanäle in den zwei einander entgegengesetzt liegenden, stark verdickten Quadranten der Entodermlamelle erfolgt nach GOTO durch eine »auf bestimmte Gebiete eingeschränkte Verwesung der Zellen der Entodermlamelle«, indem jede Zelle zu einem bläschenartigen Gebilde wird, und die chromatische Kernsubstanz in der Mitte dieses Bläschens zu einer einzigen Masse verschmilzt. Dann verschwindet die Kernmembran (?), der Raum vergrößert sich, das Körperchen löst sich in eine körnige Substanz auf und verschwindet zuletzt gänzlich. »Obgleich durch die örtliche Verwesung der Zellen gebildet, besitzen die Radialkanäle in diesem Stadium eine deutliche dünne Membran, welche entweder von dem umliegenden Protoplasma ausgeschieden worden ist, oder doch wohl nur eine Verdickung desselben

darstellt.« Auf einen ähnlichen Verwesungsprozeß führt GOTO auch teilweise die Entstehung der Subumbrellarhöhle zurück.

Sofort nach der Einsenkung des Glockenkerns beginnt die Einwanderung der Keimzellen. GOTO gibt an, sämtliche Stadien der Einwanderung in das Ectoderm beobachtet zu haben. Da aber die ganze Arbeit in äußerst schwerfälligem Deutsch geschrieben ist, so erhält man aus GOTOS Darstellungen von diesen an sich schon so verwickelten Vorgängen leider nur ein höchst unklares Bild. Soweit ich GOTO verstanden habe, wandern die nicht allein in den seitlichen Teilen des Gonophors, sondern auch in der Entodermkuppe entstehenden Keimzellen aktiv auf die den Glockenkern abgrenzende Stützlamelle zu, durchbrechen diese und sammeln sich in der Glockenhöhle an. Nachdem sie die Höhle fast ganz ausfüllen, erhebt sich von dem in das Gonophor vorgedrungenen Entoderm der Leibeshöhle der Spadix, der in die Keimzellenschicht vordringt. Erst in diesem Stadium endigt auch die Einwanderung der interstitiellen Ectodermzellen des Glockenkerns, die zurückbleibende Öffnung wird durch das Verwachsen des Randes der Stützlamelle, die vordem ganz wie ein Velum aussieht, geschlossen. Die weitere Ausbildung geschieht durch rege Teilung der Keimzellen und Wachstum des Gonophors in die Länge. Die Radialkanäle verschwinden völlig, das Ectoderm der Knospe zeigt an deren Gipfel eine Verdickung mit scheinbaren Drüsenzellen.

Das jüngste von GOTO beobachtete Stadium der weiblichen Gonophoren zeigte schon den völlig ausgehöhlten Glockenkern im Innern des Gonophors, doch glaubt GOTO, daß dieser auch hier durch Einwanderung interstitieller Ectodermzellen entsteht. Desgleichen konnte er in der Subumbrellahöhle wiederum jene körnige Substanz nachweisen, die letzten Reste der verwesenden Ectodermzellen. Neu ist jedoch die Beobachtung, daß nicht alle interstitiellen Ectodermzellen in die Glockenhöhle einwandern, sondern daß einige von ihnen Protoplasma-Fortsätze nach der Oberfläche, wie nach der Stützlamelle schicken, und so an der Bildung des definitiven Ectoderms teilnehmen. GOTO glaubt, daß ein solcher Umwandlungsprozeß in eingeschränkterem Maße nicht nur auch in den männlichen Gonophoren, sondern in allen sich entwickelnden Teilen des Tierstockes stattfindet.

Die vier Radialkanäle, sowie der Ringkanal waren bereits völlig ausgebildet, in den älteren Stadien zeigt sich das Manubrium als schwache Hervorwölbung des an der Basis der Subumbrellarhöhle gelegenen Ectoderms, das Velum ist gut ausgebildet und hängt lose von dem Ostium herab. Ectoderm und Entoderm sind von einer gallertartigen Stützschicht

von wechselnder Dicke voneinander getrennt, im ersteren zeigen sich nach innen zu zahlreiche Muskelfibrillen. Das Exumbrellarepithel zeigt dieselbe Beschaffenheit, wie das Ectoderm des Stieles, bei dem Übergang zum Subumbrellarepithel aber ändert es sich auffallend: die Kerne sind von wechselnder Größe, ihre Färbbarkeit ist ungleichmäßig geworden und das Plasma ist reich an Vacuolen; Muskelfibrillen kommen hier nicht mehr vor, statt ihrer zahlreiche, stark sich färbende Körner, deren Bedeutung jedoch nicht aufgeklärt werden konnte. Weibliche Keimzellen konnten nicht nachgewiesen werden.

Ich werde viele dieser Angaben bestätigen können, leider geht die mich besonders interessierende Anschauung GOTOS über die ersten Entwicklungsvorgänge in den männlichen Gonophorenknospen aus der unklaren Darstellung nicht deutlich hervor. Offenbar verbindet GOTO die alte AGASSIZsche Lehre von dem Glockenkern und der Entodermlamelle mit dem allerdings völlig unklaren »eignen Wachstumsgesetz des Entoderms«. Auch die Angaben über die Entstehung der Kanäle erscheinen recht seltsam, wenigstens konnte ich die von GOTO angegebene Verwesung einzelner Entodermzellen bei den von mir untersuchten Formen nicht nachweisen. Allerdings sind die Verhältnisse in den jüngsten männlichen Knospen in der Tat so kompliziert, daß man bei Anwendung von Längsschnitten allein eine klare Vorstellung der Vorgänge nicht gewinnen kann.

Eigne Untersuchung.

Betreffs des so reichhaltigen und verwirrenden Aufbaus der verschiedenen Anhangsgruppen von *Physalia* verweise ich auf die eingehende Beschreibung von SCHNEIDER (1898). Wie dort angegeben, liegen alle Anhänge in elf Hauptgruppen an der Unterseite der Schwimmblase, doch ist ihre Anordnung keine so gesetzmäßige, wie es sich bei den Knospungsverhältnissen von *Rhizophysa* zeigte. In ihrem jüngsten Stadium besteht jede Anhangsgruppe aus einem Polypen, einem Fangfaden und einer Genitalgruppe (nicht Genitaltraube!). Die Genitalgruppe spaltet sich dicht unterhalb ihrer Ansatzstelle in fünf Zweige, die sich (nach SCHNEIDER) wiederum in fünf Unterzweige spaltet, welche Zweige die eigentlichen Genitaltrauben, die mit denen von *Rhizophysa* zu homologisieren sind, darstellen. Nach meinen Befunden verhält es sich aber anders, jeder dieser fünf Zweige zeigt vielmehr, wie auch CHUN (1897a) angibt, eine starke Tendenz zu dichotomer Gabelung, die sich bei den von mir untersuchten Genitalgruppen siebenmal wieder-

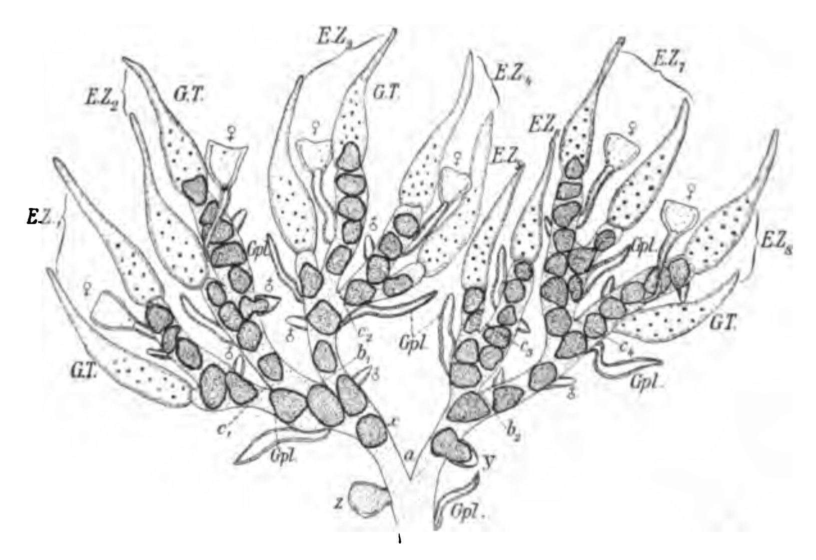
holte, bis die letzten Endzweige erreicht sind. Nur die ersten Seitenästchen zeigten sich frei von Anhängen, dann aber treten vereinzelt sitzende männliche Gonophoren auf, bis meist nach der vierten Gabelung die CHUNschen Gallertpolypoide und Genitaltaster sich zeigen. Doch kommen bei dem ganzen Aufbau dieser polypoiden und medusoiden Anhänge vielfache Variationen vor, wie auch CHUN und SCHNEIDER hervorheben. — Die Anordnung der Endzweige jedoch ist fast durchweg eine feststehende, ich gebe in Textfig. 7 einen Endzweig in der fünften Gabelung wieder. CHUN sagt von diesen Endzweigen, daß sie in zwei Taster auslaufen, die in ungleicher Höhe stehen. Zwischen ihnen tritt eine langgestielte Medusenglocke auf, in deren Umkreis sowohl proximal, wie auch distal dicht gedrängt etwa acht bis zwölf männliche Gonophoren sitzen. Diese Endzweige sind ohne weiteres mit den Konstituenten eines Seitenzweiges von *Rhizophysa* zu homologisieren, typisch für *Physalia* ist allein das am proximalen Ende des Seitenzweiges sitzende Polypoid, das CHUN, wie wir sahen, Gallertpolypoid nennt.

Nach SCHNEIDER, der diese Gallertpolypoide ja als noch nicht ausgebildete weibliche Gonophoren auffaßt, und die CHUNschen Genitaltaster Blastostyle oder Polypen nennt, sitzen jedem Endast ein endständiger, und ein bis zwei seitenständige Blastostyle an. Jedem Blastostyl ist proximalwärts am Stiel eine Medusenknospe benachbart, jedoch ist nur die distal gelegene, selten auch die zweite mit einem Schwimmsack versehen. Die weiter proximalwärts befindlichen sind zwar im übrigen von vollständig gleichem Bau, zeigen aber keine distale ectodermale Einstülpung, dürften sich daher vielleicht überhaupt nicht weiter entwickeln.

Wie aus der Übersichtsfigur (Textfig. 7) ersichtlich, stimmen die Angaben CHUNS mit meinen Befunden überein. Bei *a* ist die fünfte Gabelung eines Hauptzweiges zu sehen. Unterhalb derselben sitzt rechts ein Gallertpolypoid (*Gpl*), links ein männliches Gonophor (*z*). Verfolgen wir den linken Seitenweg nach der Gabelung aufwärts, so zeigt sich zunächst wieder ein männliches Gonophor (*x*), doch ist von diesem nur noch der in der Leibeshöhle des Stammes liegende Teil zu sehen, während an dem direkt darüber liegenden rechten Gonophor auch die dazugehörige, äußere Hervorwölbung (♂) zu erkennen ist. — Das Nähere über diese Verhältnisse wird bei der Besprechung der männlichen Gonophoren angeführt werden. — Bei b_1 vollzieht sich die sechste Gabelung, bis dann bei c_1, c_2 die letzte Gabelung eintritt, die zu den Endzweigen $E.Z_1$, $E.Z_2$, $E.Z_3$ und $E.Z_4$ führt.

Jeder dieser Endzweige zerfällt wieder in einen endständigen und

einen tiefer stehenden seitenständigen Genitaltaster (*G.T.*), zwischen ihnen sitzt das noch eine Strecke mit dem Stamm verwachsene langgestielte weibliche Gonophor (♀). Unterhalb des seitenständigen Tasters sitzt das Gallertpolypoid (*Gpl.*), doch kann dieses auch weit von ihm entfernt liegen, wie der Endzweig 1 zeigt. Auch das Gallertpolypoid ist in seinem unteren Teil mit dem Stamm verwachsen.



Textfig. 7.

Endzweige einer entwickelten Genitaltraube von *Physalia* von der fünften Gabelung an. b_1, b_2, sechste, c_1—c_4, siebente Gabelung; *E.Z.*, Endzweig; *G.T.*, Genitaltaster; *Gpl.*, Gallertpolypoid; ♀, weibliches Gonophor; *z*, älteres, *x*, jüngeres männliches Gonophor, die Keimzellen liegen noch im Stamm; ♂, die zu den männlichen Gonophoren gehörigen äußeren Hervorwölbungen. Vergr. 11 ×.

Derselbe Aufbau wiederholt sich in dem rechten Seitenzweig nach der fünften Gabelung, nur daß hier bisweilen die Endzweige 5 und 6 kein weibliches Gonophor und keinen seitenständigen Genitaltaster ausgebildet haben. Es erklärt sich dieser Mangel wohl aus der ungünstigen Stellung dieser Zweige. Da in natürlicher Lage alle diese Anhänge dicht zusammengedrängt sind, mag es gerade den in der Mitte befindlichen Endzweigen an Platz zur vollen Ausbildung gefehlt haben.

Die Angabe Schneiders, daß ein bis zwei seitenständige Blastostyle (Genitaltaster) dem Endzweig ansitzen, habe ich nicht bestätigen können, doch lege ich diesen wie andern Differenzen keinen Wert bei, da ja bekanntlich vielfache Variationen im Aufbau vorkommen, und mir nur daran gelegen war, in der Abbildung den am häufigsten angetroffenen

Aufbau eines entwickelten Endzweiges wiederzugeben. Betreffs der strittigen Frage über die Deutung der Genitaltaster (Chun) und Blastostyle (Schneider) möchte ich mich für *Physalia*[1] der bereits von Leuckart (1851) ausgesprochenen Ansicht, »daß diese Schläuche nur unentwickelte Saugröhren (d. h. Polypen) sind« anschließen. Wir dürfen bei der Beurteilung dieser Verhältnisse nicht außer acht lassen, daß es sich um noch nicht ausgebildete Gruppen handelt. Wie ja alle Befunde andeuten, und wie es jetzt auch allgemein angegeben wird, lösen sich die Genitaltrauben von der Kolonie los, um erst im freien Leben ihre völlige Entwicklung zu durchlaufen. Da sich nun, auch bei den ältesten bisher untersuchten Tieren, niemals eine Andeutung von weiblichen Keimzellen zeigte, so müssen wir den abgelösten Trauben doch noch eine längere, selbständige Existenz zuschreiben, um jene zur Reife bringen zu können. Es muß daher auch für ein nahrungsaufnehmendes Organ Sorge getragen werden, und ich glaube ziemlich sicher zu gehen, wenn ich diese Funktion den strittigen Genitaltastern bzw. Blastostylen zuschreibe. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß bei den ältesten Schläuchen fast regelmäßig an der Spitze eine auffällige Wucherung der Stützlamelle gegen das Ectoderm sich zeigte, die wohl als Beginn einer Mundbildung angesehen werden kann.

Wir hätten alsdann die interessante Erscheinung, daß die in ihrem Gesamtaufbau so verwickelten Physalien in ihren losgelösten Geschlechtstrauben die denkbar ursprünglichsten Verhältnisse zeigen: ein einfacher als Magenschlauch (Freßpolyp) dienender Schlauch treibt am unteren Ende männliche und weibliche Gonophorenknospen, während er gleichzeitig durch die reichlich in seinem Ectoderm entwickelten Nesselorgane als Schutzorgan (Genitaltaster, Tentakel usw.) dient.

Betreffs der fraglichen von Chun Gallertpolypoide genannten Gebilde scheint es mir müßig, irgendwelche Deutung zu geben, so lange nicht Befunde vorliegen, die nach irgendeiner Richtung hin eine Entscheidung erlauben. Wichtig wäre der Nachweis einer tatsächlichen Glockenkernbildung, ich konnte jedoch bei den von mir auf Schnittserien untersuchten jüngsten und ältesten Stadien keine solche Anlage nachweisen. Schneider sagt, daß der Schwimmsack gelegentlich doch nachweisbar sei, wenigstens in unvollkommenem Zustande, und dann das Entoderm proximalwärts vor sich herschiebe; da aber nicht angegeben ist, ob diese Befunde durch Schnittserien gewonnen wurden, oder bloß

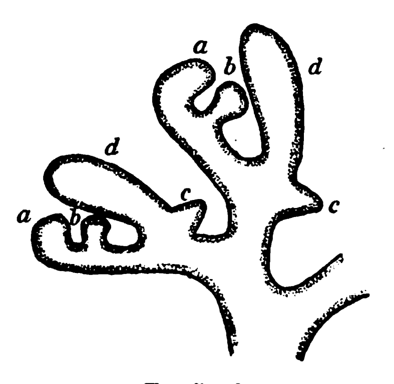
[1] Ich werde auf die Frage, ob bei den von mir untersuchten Siphonophoren Blastostyle überhaupt auftreten, erst bei der Besprechung der Stammknospe von *Hippopodius* näher eingehen.



in optischen Schnitten, die allerdings eine solche Bildung vortäuschen können, kann ich diesen kurzen Angaben keinen entscheidenden Wert beilegen, und behalte daher vorläufig die indifferente CHUNsche Benennung »Gallertpolypoid« bei.

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

Um die jüngsten weiblichen Geschlechtsknospen zu finden, muß man eine junge Anhangsgruppe aufsuchen, an deren Haupttentakel sich an der Basis eine vielfach gelappte mit einem breiten Stiel dem Tentakel ansitzende Ausbuchtung zeigt. Diese fächerförmig erscheinende Ausbuchtung ist die Anlage der Geschlechtstraube, hat also zunächst nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit der maulbeerförmigen Anlage der Genitaltraube von *Rhizophysa*, wie dies SCHNEIDER (1898) angibt. Jede dieser Ausbuchtungen zerfällt sehr bald in eine Menge einzelner Verzweigungen, so daß das ganze Gebilde dann ein baumförmiges Ansehen bekommt. Es ist schwierig, in diesem dicht gedrängten Wirrwarr der verschiedensten Anlagen sich zurecht zu finden, erst durch sorgfältiges Abpräparieren all der kleinen Zweige ergibt sich ein klares Bild. Wir finden bereits in diesen jüngsten Stadien den typischen Aufbau der entwickelten Geschlechtstrauben angelegt, wie dies auch CHUN (1897) erwähnt. Untersuchen wir das letzte Ende einer solchen Verzweigung, so zeigen sich zwei meist parallel zueinander verlaufende Schläuche, der eine mit zwei rundlichen Knospen *a* und *b* auf der nach innen gerichteten Seite, der andre mit einer nach abwärts gerichteten spitzen Knospe *c*, an der Basis der Außenseite wie dies aus der Textfig. 8 ersichtlich ist. Die oberste Knospe *a* ist die Anlage des späteren endständigen Magenschlauches, die darunter stehende Knospe *b* bildet das weibliche Gonophor, während *c* zu dem Gallertpolypoid wird. Indem die Knospe *a* sich rechtwinklig in der Richtung des Schlauches nach oben streckt, sich an ihrer Ansatzstelle einschnürt und unterhalb dieser Einschnürung die männlichen Gono-



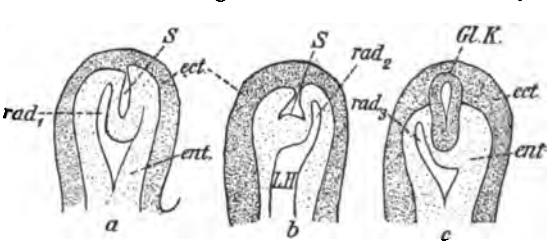
Textfig. 8.
Jüngstes Stadium eines Endzweiges von *Physalia* in der letzten Gabelung. *a*, Anlage des endständigeu Magenschlauches; *b*, weibliche Gonophorenknospe; *c*, Anlage des Gallertpolypoids; *d*, seitenständiger Magenschlauch. Vergr. 63 ×.

phoren entstehen, während die weibliche Knospe zwischen den beiden Magenschläuchen *a* und *d* emporwächst, ergibt sich das Bild eines ausgewachsenen Endzweiges, wie ich ihn in Textfig. 1 (z. B. $E.Z._4$, $E.Z_1$) abgebildet habe.

Untersuchen wir die Knospe *b*, die Anlage des weiblichen Gonophors, in dem eben beschriebenen jüngsten Stadium, so stellt sie sich auf Längsschnitten als eine einfache zweischichtige Ausbuchtung des stark entwickelten Ecto- und Entoderms dar. Wiederum (wie bei *Rhizophysa*) zeigt sich schon in diesen jungen Knospen auf Querschnitten der Übergang des ursprünglich runden Lumens in ein vierkantiges. In dem nächst älteren Stadium beginnt die getrennte Erhebung der Radialschläuche, so daß die Lichtungen derselben nacheinander in den Längsschnitten der Serie sichtbar werden, genau so wie ich es bei *Rhizophysa* beschrieben und abgebildet habe (Fig. 2). Mit dem weiteren Emporwachsen der Schläuche erfolgte bei *Rhizophysa* auch gleichzeitig die Einsenkung des Glockenkerns, so daß ich ihn hier schon in sehr jungen Stadien bereits völlig zwischen die Entodermschläuche vorgedrungen fand. Ich mußte daher den allerdings höchst unwahrscheinlichen Einwand, daß die in diesen so jungen Stadien getrennt erscheinenden Kanäle bereits eine sekundäre Bildung seien, bestehen lassen (vgl. das bei den weiblichen Gonophoren von *Rhizophysa* Gesagte), für *Physalia* jedoch kann ich diesen Einwand völlig widerlegen. In Fig. 14 bilde ich einen Längsschnitt durch ein allerdings sehr seltenes Stadium ab. Im Schnitt vorher sind beide Kanäle, die bereits weit emporgewachsen sind, nur im Anschnitt getroffen, der hier abgebildete Schnitt geht gerade durch die obere Lichtung des rechten Kanals. Aufs deutlichste sieht man zwischen den Kanälen die ersten eindringenden Ectodermzellen des Glockenkerns, während die Hauptmasse desselben noch außen im Ectoderm liegt. In den nächsten Schnitten erscheint dann die Leibeshöhle, die auf diesem Schnitt noch nicht getroffen ist, und die andern Kanäle im Anschnitt, von dem Glockenkern ist aber auf keinem der Schnitte im Inneren noch etwas nachweisbar.

Im nächstälteren Stadium ist der Glockenkern bereits mit seiner Hauptmasse ins Innere vorgedrungen, doch lassen sich auch hier auf einer Längsschnittserie die vier getrennten Kanäle gut nachweisen. In Schnitt *a* der Textfig. 9 zeigt sich der erste Kanal ($rad._1$) in seiner Lichtung getroffen, der zweite nur im Anschnitt. Im darauffolgenden Schnitt *b* sieht man den zweiten Kanal ($rad._2$); zwei Schnitte weiter (*c*) tritt der dritte Kanal hervor ($rad._3$), bis endlich in den nächsten Schnitten wieder auf der rechten Seite der vierte Kanal sichtbar wird.

Diese bisher besprochenen Verhältnisse stehen wiederum durchaus im Einklang mit der von GOETTE angegebenen Entwicklungsweise der Gonophoren bei den Hydrozoen. Zeigt der in Fig. 14 abgebildete Schnitt, wie die Kanäle als getrennte Schläuche schon weit emporgewachsen sind, ohne vom Glockenkern irgendwie beeinflußt zu sein, so beweisen die Schnitte der Textfig. 9, daß auch nach dem Vordringen des Glockenkerns die Kanäle noch getrennt vorliegen. Dadurch aber, daß diese beiden Stadien in der Entwicklung dicht aufeinander folgen (denn in Fig. 14 beginnt eben das Einwandern des Glockenkerns, in Textfig. 9 ist er erst zur Hälfte ins Innere vorgedrungen), wird bewiesen, daß ein Stadium, in dem eine zusammenhängende Entodermlamelle zu sehen wäre, nicht existiert.



Textfig. 9.

Längsschnittserie eines jungen weiblichen Gonophors von *Physalia*. *ect.*, Ectoderm; *ent.*, Entoderm; *Gl.K.*, Glockenkern; *L.H.*, Leibeshöhle; *rad.*, Radialkanal; *S*, künstlicher Spaltraum. Vergr. 252 ×.

Schneidet man eine Knospe in demselben Alter, wie die in Textfig. 9 abgebildete quer, so ergeben sich Bilder, die auf den ersten Blick mit den bei *Rhizophysa* Gesagten nicht im Einklang zu stehen scheinen. Wir fanden dort, daß der Glockenkern bei seinem Vordringen stets die Gestalt annimmt, die ihm von den bereits emporgewachsenen Kanälen vorgeschrieben wird. Da wir nun hier, wie bei *Rhizophysa*, vier getrennte Radialschläuche haben, so müßte auch der Glockenkern wiederum vierzipfelig erscheinen. Dies ist aber nicht der Fall, er erscheint bei *Physalia* auf Querschnitten kreisrund (Fig. 15). Dieser Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer, während nämlich bei *Rhizophysa* die im Querschnitt spitz-oval erscheinenden Kanäle bloß mit ihren Zipfeln zusammenstießen, und ihre Wand nur von »einer« Schicht von Entodermzellen gebildet wurde (Fig. 4), zeigen sich bei *Physalia* die Entodermschläuche als dickwandige, mehrschichtige Gebilde, die mit ihren Breitseiten dicht aneinander stoßen (Fig. 15). Demzufolge kann auch der Glockenkern in diesem Falle auf Querschnitten nicht vierzipflig sein, sondern muß kreisförmig erscheinen.

So hätten wir denn hier tatsächlich einmal den früher als allein gültig angenommenen Befund, daß der Glockenkern, anstatt wie bisher vier- bzw. zweizipflig zu erscheinen, in völlig kreisrunder Gestalt auftritt, also genau so, wie es nötig wäre, um die Existenz einer primären

Entodermlamelle möglich zu machen. Trotzdem kann aber auch hier nicht im geringsten von einer zusammenhängenden Lamelle die Rede sein, wie aus dem bisher Ausgeführten zur Genüge hervorgeht. — Einen ausdrücklichen Beweis für die Getrenntheit der Kanäle lieferten übrigens auch einige Präparate, bei deren Einbettung infolge zu rascher Überführung aus dem Vorharz in Paraffin Schrumpfungen aufgetreten waren. Auf Querschnitten durch derartig geschrumpfte Objekte zeigten sich die Radialschläuche sehr häufig, und vollkommen deutlich mehr oder minder weit voneinander getrennt (Fig. 16), ein Verhalten, das bei einer zusammenhängenden Entodermlamelle in dieser Regelmäßigkeit vollständig ausgeschlossen wäre. Auf eine derartige Schrumpfung ist auch der in Textfig. 9, Schnitt *a* und *b* sichtbare Spaltraum *S* zwischen den Kanälen zurückzuführen.

Die weitere Entwicklung verläuft wie bei *Rhizophysa*. Die Kanäle verschmelzen miteinander, während der Glockenkern sich weiter aushöhlt und sein dünnes Epithel sich dicht an diese anlegt. In der Gegend des oberen Teiles der Kanäle entstehen im Entoderm Spalträume, die mit dem Kanallumen in Verbindung treten und so zur Bildung des Ringkanals führen.

Damit ist die medusoide Gestalt im wesentlichen erreicht, eine Erhebung des Entoderms zum Manubrium fand ich bei all den von mir untersuchten weiblichen Gonophoren nur einmal deutlich ausgeprägt, wie der in Fig. 17 abgebildete Längsschnitt durch dieses Gonophor zeigt. Das Velum hingegen war bei den meisten Gonophoren gut zu sehen, es bildet sich einfach aus der Decke der Glockenhöhle dadurch, daß nach dem Einreißen derselben zur Glockenöffnung eine ringförmige Falte der beiden Ectodermschichten bestehen bleibt. Die von WEISMANN (1883) angegebene, glockenkernähnliche Einsenkung des Ectoderms, aus deren Boden das Velum entstehen soll, liegt hier nicht vor. Dieses Auftreten eines typischen Velum bei Siphonophoren gibt uns auch einen Hinweis, daß wir die Siphonophoren eher von den Hydromedusen abzuleiten haben, als von den eines Velum völlig entbehrenden Trachomedusen. — Betreffs der Umbildung der Subumbrellar-Ectodermzellen, der Anordnung der Muskelfibrillen und vor allem des auffälligen Aufbaues des langgestreckten Stieles der weiblichen Gonophoren, verweise ich auf die Angaben GOTOS, die ich bestätigen kann, bis auf die oben angegebene Verwesung der Ectodermzellen der Glockenhöhle und den ebendort beschriebenen Umwandlungsprozeß gewisser interstitieller Ectodermzellen. Weibliche Keimzellen wurden auch hier nicht gefunden. Ich habe bei der Besprechung des Aufbaues der Genitaltrauben schon

darauf hingewiesen, daß wir wohl sicher annehmen dürfen, daß dieselben erst nach der Loslösung der ganzen Trauben entstehen.

Der Vollständigkeit halber möchte ich jedoch hier noch anführen, daß Brooks und Conklin (1891) bei 40—50 untersuchten Physalien feststellten, daß dieselben nur männlichen Geschlechts waren, »the structures described by Haeckel as the female gonophores of *Physalia* are not gonophores, but swimmbells, as is shown by an examination of living expanded specimens«. Nach dieser Auffassung wären uns also die weiblichen Geschlechtsanlagen von *Physalia* noch völlig unbekannt, oder, wenn sie schon aufgefunden und beschrieben worden sind, »it has probably classed as a wholly different genus«. So seltsam diese Auffassung auch zuerst erscheinen mag, so darf man immerhin nicht außer acht lassen, daß wir bis jetzt keinerlei Beweise haben, daß die allgemein als weibliche Gonophoren gedeuteten medusoiden Bildungen tatsächlich die weiblichen Geschlechtsorgane sind.

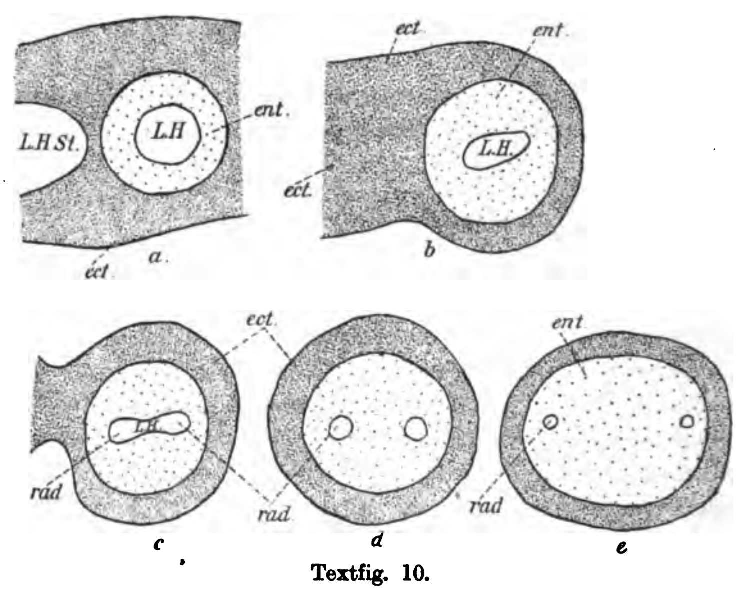
Die männlichen Gonophoren.

Die männlichen Gonophoren entstehen zeitlich viel früher, als die weiblichen, da sie, wie die Textfig. 7 zeigt, nicht nur an den letzten Enden der Verzweigungen auftreten, sondern bis an die letzte Gabelung der Geschlechtsgruppe zu verfolgen sind. Anderseits entstehen die zu der eigentlichen Geschlechtstraube gehörigen männlichen Gonophoren wiederum später, als die weiblichen (s. Textfig. 8), so daß sie hierin den entsprechenden Verhältnissen von *Rhizophysa* gleichen.

In ihren ersten Anlagen zeigen sie sich auf Längsschnitten als schwache Vorwölbung des Ectoderms. Das Innere der Wölbung scheint völlig von regellosen Entodermzellen angefüllt zu sein. In dieser Entodermmasse zeigen sich bald die seltsamsten Spalträume (*S*), meist zwei, wie ich es in Fig. 18 abgebildet habe, doch sind auch des öftern drei oder nur einer erkennbar. Da ein Zusammenhang dieser Spalträume mit der Leibeshöhle nur sehr selten nachweisbar ist, ist man wohl zuerst geneigt, die Annahme Gotos, daß es sich um durch lokale Verwesung einzelner Entodermzellen entstandene Spalträume handelt, die sich zu den später sicher nachweisbaren zwei Radialkanälen umbilden, anzuerkennen. Da ich aber niemals Spuren solcher aufgelöster Zellen finden konnte, blieben mir die Vorgänge in den jüngsten Knospen lange Zeit unklar. Erst als ich die Entwicklung der männlichen Gonophoren von *Rhizophysa* untersucht hatte und mit den hierbei gewonnenen Anschauungen die Untersuchungen an *Physalia* wieder aufnahm,

zeigte sich bei genauer Durchsicht einer großen Anzahl von Querschnitten, daß der Beginn der Entwicklung hier genau derselbe ist, wie bei *Rhizophysa*.

In allen Gonophoren lassen sich die im Entoderm liegenden getrennten Lichtungen der Kanäle, meist dem Ectoderm genähert, auf Querschnitten nachweisen, seltener hingegen findet sich der Übergang des ursprünglich runden Lumens der Magenhöhle in ein zweizipfeliges, und der Übergang dieser Zipfel in die Kanäle. Ich gebe in der Textfig. 10 fünf aufeinander folgende Schnitte einer solchen Serie. Im Schnitt *a* ist das Ectoderm des Stammes, an dem die Gonophoren



Textfig. 10.
Querschnittserie einer jungen männlichen Gonophorenknospe von *Physalia*. *ect.*, Ectoderm; *ent.*, Entoderm; *L.H.*, Leibeshöhle; *rad.*, Radialkanal. Vergr. ungefähr 326 ×.

knospen, im Anschnitt getroffen (*ect.*), in der Mitte zeigt sich das Entoderm der Gonophorenknospe mit kreisrundem Lumen (*L.H.*). Im nächsten Schnitt (*b*) ist die Knospe rechts völlig aus dem Stamm hervorgewachsen, während links noch das Ectoderm desselben angeschnitten ist, das Lumen des Entoderms aber zeigt sich jetzt deutlich schlitzförmig. Im dritten Schnitt erkennt man den Übergang der Leibeshöhle (*L.H.*) in die beiden Kanäle (*rad.*), bis endlich im Schnitt *d* diese, voneinander getrennt, im Entoderm liegen (*rad.*), von wo aus sie immer mehr sich dem Ectoderm nähern (*e*). (Vgl. hierzu auch die Tafelfig. 8 und 11 der entsprechenden Verhältnisse von *Rhizophysa*.) Während

bei *Rhizophysa* in diesen Stadien der Glockenkern immer, wenn auch nur wenig, bereits in das Entoderm vorgedrungen war, konnte ich bei *Physalia* an mehreren Präparaten die Kanäle auf Querschnitten bis ganz nach oben verfolgen, ohne daß auch nur eine Spur des Glockenkerns nachweisbar war. Ich habe bereits bei *Rhizophysa* auf die Bedeutung dieser Befunde aufmerksam gemacht und kann wohl jetzt behaupten, daß diese Vorgänge bei *Physalia* durchaus einwandsfrei klar liegen, daß es sich hier, um mit Goto (1897) zu sprechen, tatsächlich um ein »vom Mechanischen unabhängiges, im Entoderm einwohnendes Wachstumsgesetz« handelt.

Bei den Knospen, bei denen eine eigne Leibeshöhle des Gonophors nicht nachweisbar ist (Fig. 18), lassen sich die Kanäle auf Querschnitten bis an die Leibeshöhle des Stammes verfolgen, wo sie sich immer mehr einander nähern; eine Verschmelzung derselben konnte nicht beobachtet werden, doch ist dies wohl nur auf einen Mangel in der Konservierung zurückzuführen, da ja das Aneinanderrücken der Kanäle beweist, daß sich hier sicher dieselben Vorgänge abspielen, wie bei den zuletzt besprochenen Knospen. Den hier auftretenden Mangel einer mit der Leibeshöhle kommunizierenden Öffnung des Entoderms führt Goto auf die sehr früh beginnende starke Wucherung der Entodermzellen, die zur Keimbildung führt, zurück. Diese Ansicht kann ich nicht bestätigen, da ich niemals im Entoderm eine einwandfreie Differenzierung zu Keimzellen gefunden habe. Wir werden sehen, daß nach meinen Befunden die Keimzellen gar nicht aus dem Entoderm stammen, sondern ectodermalen Ursprungs sind.

Die Einsenkung des Glockenkerns erfolgt genau in der Weise, wie ich es für *Rhizophysa* ausführlich geschildert habe. Nur ist bei den ganz jungen Knospen dessen ursprüngliche, den beiden Entodermschläuchen angepaßte längliche Gestalt viel klarer zu erkennen (Fig. 19). Während jedoch bei *Rhizophysa* die bereits massenhaft angehäuften Keimzellen dem vordringenden Glockenkern frühzeitig Halt geboten, erfolgt bei *Physalia* ein so starkes Herabwachsen desselben, daß sich in der weiteren Entwicklung des Gonophors höchst seltsame und vor allem auf Querschnitten anfangs ganz unverständliche Bilder ergeben. Die hier sich abspielenden und in ihrer Erscheinung gerade bei den halb entwickelten Geschlechtstrauben schon auf Totalpräparaten so auffälligen Vorgänge (siehe die in der Stammhöhle liegenden dunklen Körper der Textfig. 7) haben seltsamer Weise die Aufmerksamkeit der Beobachter nicht auf sich gelenkt, ich finde wenigstens in der Literatur nur bei Chun (1897 a) eine Bemerkung, die sich auf diese Vorgänge

zu beziehen scheint. Er schreibt S. 67: »An den jüngeren Genitaltrauben der pacifischen *Physalia* (weniger ausgeprägt an jenen der atlantischen Form [?]) zeigt das entodermale Epithel des Spadix ein eigentümliches Verhalten, insofern es wie ein Wurzelschopf weit in die Leibeshöhle des Stammes vorspringt. Offenbar handelt es sich um Schaffung günstiger Ernährungsbedingungen von seiten der resorbierenden Entodermzellen für die rasch wuchernden Hodenanlagen. An älteren, nahezu reifen Gonophoren treten die Spadixzellen allmählich wieder zurück und nehmen die gewöhnliche Anordnung an.«

In der Tat handelt es sich hier um ein Vordringen der ursprünglich in dem äußeren Gonophor gelegenen Zellen in die Leibeshöhle des Stammes, doch sind nicht allein die entodermalen Epithelzellen des Spadix daran beteiligt, wie CHUN angibt, sondern auch die ectodermalen Zellen des Glockenkerns, ja es wird sich zeigen, daß gerade diese der Anlaß zu dieser seltsamen Einstülpung sind. Um diese Vorgänge im einzelnen verfolgen zu können, empfiehlt es sich, nicht die in der Nähe des weiblichen Gonophors liegenden männlichen Geschlechtsknospen zu untersuchen, sondern die unten an den Anfangsverzweigungen der Genitaltrauben sitzenden, da hier das Entoderm des Stammes vom Ectoderm durch die dazwischen liegende, bereits stark entwickelte Gallertschicht beträchtlich entfernt liegt, und durch diese Trennung für die zu besprechenden Vorgänge sich klarere Bilder ergeben, als bei den oberen Gonophoren-Knospen.

Wir hatten gesehen, wie der Glockenkern in einer länglichen Gestalt in das Innere vordrang; untersuchen wir ein etwas älteres Stadium, so finden wir hier jene seltsame Einstülpung bereits eingeleitet. Auf Längsschnitten (Fig. 20) sehen wir, wie der Glockenkern sich nach unten zu zapfenförmig ausbreitet, und nun bei seinem weiter fortschreitenden Wachstum nach innen das zwischen den Kanälen liegende Entoderm, dem er wie eine Calotte aufsitzt, immer mehr nach unten in die Leibeshöhle des Stammes zurückdrängt. Schneidet man ein Gonophor eines solchen Stadiums quer, so ergeben die Schnitte durch die nach außen vorspringenden Teile des Gonophors meist dieselben Bilder, wie in Fig. 19, verfolgt man aber die Schnitte nach dem unteren Teile der Knospe zu, so zeigt der Stamm, der natürlich im Längsschnitt getroffen wird (Ectoderm, Gallertschicht und Entoderm), in der Mitte der Leibeshöhle eine längliche Anhäufung von Entodermzellen. Der in Fig. 21 gegebene Schnitt, der ungefähr durch die Ebene *A*—*B* der Fig. 20 geht, ist etwas schräg getroffen, daher zeigt sich das Entoderm

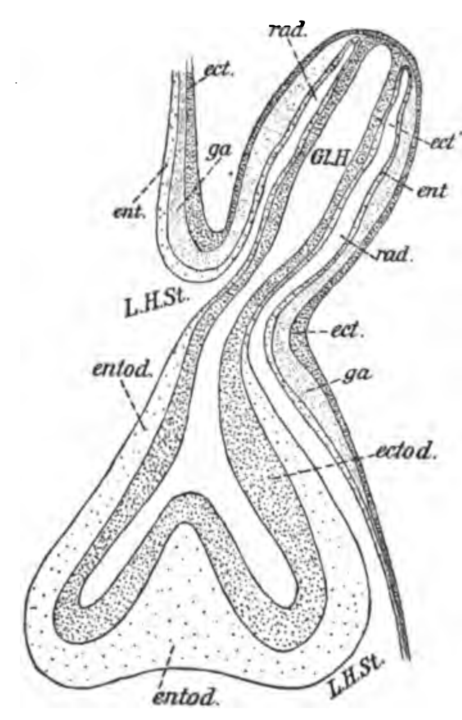
nicht in der Mitte der Stammhöhle, sondern an der einen Seite dem Entoderm des Stammes genähert.

Da mit dem weiteren Wachstum des Glockenkerns nach abwärts keine Streckung des Gonophors nach entgegengesetzter Richtung, also in die Länge, erfolgt, wie wir dies bei *Rhizophysa* sahen (vgl. die Größenverhältnisse der äußeren Gonophoren in Fig. 20 und Fig. 22), so muß notwendig das ganze Entoderm in die Leibeshöhle zurückgedrängt werden, wie wir dies auch in Fig. 22 verwirklicht sehen. Infolgedessen zeigen die Querschnitte, solange die äußere Hervorwölbung getroffen ist, zwar dasselbe Bild wie bisher, sobald jedoch die Leibeshöhle des Stammes angeschnitten wird, ändert sich das Bild völlig. Die im Innern gelegene Zellenmasse (Fig. 23 *ectod.*) besteht jetzt nicht mehr aus Entoderm, sondern aus Ectodermzellen, und wird nach außen von einem hier einschichtigen, in den tiefer gelegenen Schnitten mehrschichtigen Entoderm-Epithel (*entod.*) umgeben. Verfolgt man die Schnitte weiter nach oben, so zeigt sich an der Grenze zwischen dem äußeren Gonophor und der inneren Einstülpung der Übergang der kreisrunden Leibeshöhle des Stammes in die beiden Kanäle.

Schon in diesem Stadium zeigen die auf diese Weise ins Innere gelangten Ectodermzellen eine starke Vermehrung (*ectod.*), die sich auch weiterhin fortsetzt. Wenngleich es mir nicht möglich war, bereits hier untrügliche Beweise einer Differenzierung dieser Ectodermzellen zu Keimzellen zu finden, so glaube ich doch mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten zu können, daß mit dem Vordringen des Ectoderms in die Leibeshöhle des Stammes die Bildung der männlichen Keimzellen beginnt. Denn einmal sind bereits im nächsten von mir beobachteten Stadium diese im Inneren liegenden Ectodermzellen unzweifelhaft als Spermazellen erkennbar, anderseits konnte in keinem Stadium eine Einwanderung aus dem Entoderm nachgewiesen werden.

Das nächste Stadium gebe ich in Textfig. 11 wieder, es ist dies ein aus mehreren Schnitten kombinierter Längsschnitt durch die Mitte des Gonophors. Das in der Leibeshöhle des Stammes liegende Entoderm (*entod.*), das im vorhergehenden Stadium noch mehrschichtig war (Fig. 22), hat sich bedeutend vergrößert, und ist zu einem einschichtigen, aber starken Epithel geworden (vgl. hierzu und zu dem folgenden auch Fig. 24 Taf. XXVIII), das von ihm eingeschlossene Ectoderm (*ectod.*) hingegen zeigt die in mehreren Schichten übereinanderliegenden dicht gedrängten Spermazellen. In dem äußeren Gonophor zeigen sich die beiden Radialkanäle (*rad.*), deren Übergang in die Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) man hier sehr gut verfolgen kann. Nach innen

zu sind sie von dem Ectoderm des Glockenkerns (*ect.*") begrenzt, wie dies auch ein Querschnitt durch ein solches äußeres Gonophor zeigt (Textfig. 12). In diesem Stadium der Entwicklung zeigen die Genitaltrauben jenes charakteristische Bild, das ich in der Übersichtsfigur (Textfig. 7) schematisch wiedergegeben habe. Die in der Leibeshöhle des Stammes liegenden Keimzellen, umgeben von dem starken Epithel, erscheinen als dunkle, dicht aneinander liegende Körper, während außen hier und da das durchsichtige, dünne Gonophor (♂) sichtbar ist.



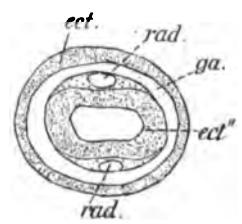
Textfig. 11.

Aus mehreren Schnitten kombinierter Längsschnitt durch die Mitte eines männlichen Gonophors von *Physalia*. *ect.*, Ectoderm; *ect.*", das in dem äußeren Gonophor liegende Ectoderm des Glockenkernes, die spätere Subumbrella; *ent.*, Entoderm; *ectod.*, die im Inneren liegende Ectodermschicht, das Keimzellenlager; *entod.*, die in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegende Entodermschicht, der spätere Spadix; *ga.*, Gallertschicht; *Gl.H.*, Glockenhöhle. Vergr. 174 ×.

In der zuletzt besprochenen Textfig. 11 ist auch schon der Beginn der weiteren Entwicklung zu erkennen. Es handelt sich hier um Vorgänge, die durchaus mit der Spadixbildung eines normal sich entwickelnden Gonophors übereinstimmen. Wie sich dort der Boden des Entoderms (Spadixplatte) erhebt und zwischen die Keimzellen einschiebt, so geschieht dies auch hier, d. h. der Boden des in die Leibeshöhle hineinragenden Entodermsackes (*entod.*) hebt sich empor und stülpt die auf ihm liegende Keimzellenschicht becherförmig ein (Textfig. 11). Indem dieses nach oben, bzw. nach außen gerichtete Vordringen weiter geht, stülpt sich schließlich das gesamte Entoderm und mit ihm die von ihm eingeschlossene Keimschicht (*ectod.*) wieder in das äußere Gonophor vor, so daß in der Leibeshöhle des Stammes nichts mehr zurückbleibt. In Fig. 24 bilde ich einen nahezu medianen Längsschnitt ab, in dem gerade das Entoderm (*entod.*) in das Gonophor vordringt; der Vorgang wird nach dem Gesagten und im

Vergleich mit der Textfig. 11 verständlich sein. Die Lichtungen der Radialkanäle (*rad.*) sind nur teilweise sichtbar, so auf der linken Seite in ihrem Ende, auf der rechten Seite nur oben, als kleiner Abschnitt.

Natürlich wird durch dieses Eindringen des Entoderms und der Keimzellen das äußere Gonophor beträchtlich ausgebuchtet, es behält äußerlich ungefähr dieselbe birnförmige Gestalt der Fig. 24 bei, nur die äußeren Schichten, der sog. Glockenmantel, erfahren eine starke Dehnung, so daß sie auf Querschnitten (Fig. 25) nur als dünne Epithelien auftreten. Dieselben Vorgänge sollen auch in der Textfig. 7 schematisch angedeutet sein, indem bei dem Gonophor *y* gerade das Vordringen beginnt, während bei *z* die Einwanderung vollendet ist. Wie die Fig. 25 zeigt, liegen die Keimzellen (*Spl.*) anfangs nur einschichtig dem noch sehr stark entwickelten Entoderm, bzw. Spadix an, nur in dem unteren Teil des Gonophors zeigen sie sich mehrschichtig. Bald ändert sich jedoch dieses Bild völlig, durch eine außerordentlich starke Teilung der Keimzellen wird das Gonophor beträchtlich in die Länge gezogen (Fig. 26), so daß es jetzt walzenförmig erscheint. Die Spermatoblasten liegen in einer dicken Schicht dem bedeutend dünner gewordenen Spadix an, die Schichten der Glockenwand sind nur noch an vereinzelten Stellen (Fig. 26*) nachweisbar. Eine Öffnung der Glockenhöhle nach außen wurde auch an den ältesten, von mir untersuchten Formen nicht beobachtet, wohl aber verdickt sich das Ectoderm an dem oberen Ende des Gonophors regelmäßig. Die von GOTO in dieser Verdickung angegebenen einzelligen Drüsen konnte ich nicht wahrnehmen.



Textfig. 12.
Querschnitt durch ein äußeres männliches Gonophor von *Physalia*. Die Bezeichnung entsprechend der Textfig. 11. Vergr. 282 ×.

Hippopodius hippopus Forskal.

Das von mir untersuchte Material war teilweise aus Neapel bezogen, teils von mir in Ville-Franche gesammelt. Da die Streitfrage über die Artberechtigung der beiden Mittelmeerformen: *Hippopodius neapolitanus* und *Hippopodius gleba* noch immer nicht allgemein geklärt zu sein scheint, und die Unterscheidung hauptsächlich auf der variierenden Anordnung der Gonophoren beruht, so erschien es mir angebracht, die darauf bezüglichen Angaben noch einmal nachzuprüfen.

Von den älteren Autoren wurden teilweise nur Bruchstücke von Hippopodiiden aufgefunden und beschrieben. So bildet FORSKAL (1775)

eine nur unvollständige, von ihm *Gleba hippopus* genannte Form ab, während OTTO (1823) die Schwimmglocke eines *Hippopodius* als ein selbständiges Geschöpf (*Gleba excisa*) beschreibt. Auch in den genaueren Angaben von QUOY et GAIMARD (1827), die ihre Form *Hippopodius luteus* nennen, und DELLE CHIAJE (1829), der bald von einem *Hippopodius excisus*, bald von einem *Hippopodius luteus* spricht, werden Geschlechtsorgane noch nicht erwähnt. Erst von KÖLLIKER (1853) erhalten wir eine eingehende Beschreibung über Stellung und Zahl der Geschlechtsindividuen, und zwar fand er stets je ein männliches und ein weibliches Gonophor zusammen am Polypenstamm. Er führt für die von ihm beschriebene Form den neuen Namen *Hippopodius neapolitanus* ein, obwohl sie dem *Hippopodius* von QUOY et GAIMARD und DELLE CHIAJE sehr nahe steht.

Ein Jahr später erklärt LEUCKART (1854), daß trotz der großen Verschiedenheit zwischen *Hipp. luteus* und den KÖLLIKERschen *Hipp. neapolitanus* eine Artunterscheidung nicht möglich sei, da er sich an zahlreichen Exemplaren überzeugt habe, daß sich die Verschiedenheiten durch zahlreiche Zwischenformen völlig ausgleichen lassen. Nur betreffs der Geschlechtsorgane wiederholt er die bereits 1853 gegebene Beschreibung, wonach männliche und weibliche Gonophoren an demselben Stock vereinigt, aber an »verschiedenen« Stellen verteilt sind. Die männlichen Gonophoren, die in geringerer Zahl vorhanden sind, stehen unterhalb der weiblichen, sind aber gleich diesen gruppenweise zu drei bis sechs an der Wurzel der Magensäcke befestigt. Er glaubt die Benennung von QUOY et GAIMARD fallen lassen zu müssen und restituiert den alten FORSKALschen Namen *Hippopodius gleba*.

Trotzdem durch diese Befunde von LEUCKART alle bisher beschriebenen Formen unter dem Namen *Hippopodius gleba* zusammengefaßt werden müssen, dauert die Konfusion in der Benennung noch an. Schon der nächste Untersucher, P. E. MÜLLER (1871) wendet wieder den Namen *Hippopodius luteus* an, obwohl er sich betreffs der Geschlechtsorgane den Angaben LEUCKARTS anschließt. WEISMANN (1883) wiederum nennt die von ihm beschriebene Form *Hippopodius neapolitanus*, indem er die Angaben KÖLLIKERS, daß männliche und weibliche stets zusammen vorkommen, bestätigt, im Gegensatz zu diesem aber hervorhebt, daß die Geschlechtstrauben regelmäßig aus einem an der Spitze stehenden weiblichen und zwei darunter folgenden männlichen Gonophoren bestehen. Auf Grund dieser Befunde glaubt er, daß die alte Streitfrage über die Artberechtigung der beiden Mittelmeerformen wieder in Fluß gebracht sei, da er die Annahme, daß die Zahl und Stellung der Ge-

schlechtsorgane bei ein und derselben Art so variierten, gerade bei Siphonophoren für hinfällig hält.

Wie man schon aus dieser Übersicht ersieht, haben tatsächlich alle Autoren, die sich mit der Zahl und der Anordnung der Gonophoren befaßten, verschiedene Angaben gemacht. Untersuchen wir diese Verschiedenheiten genauer, so fallen uns vor allem die von den andern Befunden erheblich abweichenden Angaben Leuckarts und Müllers auf, nach denen männliche und weibliche Gonophoren stets an verschiedenen Stellen des Stammes vorkommen sollen, und zwar die männlichen unterhalb der weiblichen. Ich glaube jedoch, daß diese Angaben nur auf einem Irrtum beruhen, da man die kleinen Anlagen der männlichen Gonophoren leicht übersieht und es dann tatsächlich scheint, als ob im oberen Teil des Stockes nur weibliche Gonophoren vorhanden wären; anderseits aber in dem unteren Teil nur männliche Gonophoren angetroffen werden können, da hier die weiblichen oft schon zugrunde gegangen sind.

Die Widersprüche zwischen den Angaben von Kölliker und Weismann hingegen scheinen mir ihre Erklärung darin zu finden, daß, entgegen der Annahme Weismanns die Zahl und die Stellung der Geschlechtsorgane bei ein und derselben Art tatsächlich variieren, denn auch Weismanns Angabe, daß »immer« je ein weibliches mit zwei männlichen Gonophoren zusammen vorkommen, kann ich, wie wir sehen werden, in dieser Allgemeinheit nicht bestätigen.

Ich glaube daher, daß es verfehlt ist, auf Grund von doch nur unbedeutenden Verschiedenheiten in der Anordnung der Geschlechtsorgane zwei Arten aufzustellen, und schließe mich den Angaben Schneiders (1898) an, der sowohl *Hippopodius neapolitanus*, wie *Hippopodius gleba* unter dem allein den neuen Nomenclaturregeln entsprechenden Namen »*Hippopodius hippopus* Forskal« zusammenfaßt.

Über die Entstehung der Keimzellen und die Entwicklung der Gonophoren liegen genauere Untersuchungen nur von P. E. Müller (1871) und Weismann (1883) vor. Die neueren Arbeiten von Schneider (1896), Chun (1897 a und b) und Schaeppi (1898) berühren diese Fragen nicht, ich werde auf sie aber bei der Besprechung der Stammknospe zurückkommen.

Nach den Angaben von P. E. Müller (1871) entstehen die weiblichen Keimzellen im Ectoderm des Manubriums, indem das hier ursprünglich homogene Plasma sich allmählich in Zellkörper spaltet, in denen sich dann je ein Keimbläschen bildet.

Diese Anschauung weist Weismann zurück. Nach ihm zeigt sich

die jüngste Anlage von Geschlechtsknospen »als schwache Ausbuchtung eines vom Stamm entspringenden doppelwandigen Blindsackes, der nichts andres ist,' als der Stiel der späteren kleinen Gonophoren-Traube, d. h. als das Individuum, welches die Geschlechtsknospen hervorbringt«. Das Ectoderm solcher Knospen ist einschichtig und nur dünn, das Entoderm zeigt dagegen zwei bis drei Schichten heller Zellen übereinander, die sich anfänglich alle gleich verhalten; erst später erfolgt die äußerlich kenntliche Differenzierung in Geschlechts- und Epithelzellen. — WEISMANN verweist hierbei auf die Abbildung einer männlichen Knospe. — Die differenzierten jungen Eizellen liegen anfänglich in zwei Schichten übereinander, meist nach innen von Epithelzellen bekleidet, nicht selten aber bilden auch die Eizellen selbst die Begrenzung der Leibeshöhle. Allmählich ordnen sich die Eizellen einschichtig an, nach innen nunmehr völlig von einem anfänglich dünnen Epithel überwachsen; dieses Epithel wird später zu einem dicht gedrängten Cylinderepithel, nur an der Spitze der Knospe, wo die Eizellen auf beiden Seiten auseinander weichen, tritt dieses Cylinderepithel früh auf und bildet so die Entodermkuppe.

Gerade über diesem Entodermgewölbe entsteht, nach WEISMANN, zuerst völlig solid, dann sich in eine flache, linsenförmige Blase verwandelnd, der ectodermale Glockenkern. Seine weiteren Schicksale — schreibt WEISMANN — sind die bekannten: »er veranlaßt die Bildung der primären (doppelwandigen) Entodermlamelle, aus der dann später vier Radialkanäle und ein Ringkanal hervorgehen«. — Eine genauere Beschreibung dieser so wichtigen Vorgänge findet sich leider nicht. Die Eizellen wandern nun in das innere Blatt des Glockenkernes ein, indem sie von der Entodermkuppe aus in das Ectoderm vordringen und dabei dessen Wand so stark vortreiben, daß die Höhle der Glocke nur als schwacher Spalt erscheint. Wie sie aus dem Magenentoderm in die Entodermkuppe gelangen, zwischen denen doch die doppelwandige Lamelle liegt, erfährt man nicht.

Während dieser Wanderung beginnt die Entodermkuppe zu wachsen und sich zum Spadix zu erheben. Wenn dieser eine gewisse Höhe erreicht hat, lagern sich die Eizellen in einer Schicht um ihn und werden nun von dem Entoderm bis auf die Außenseite völlig umwachsen, so daß es den Anschein hat, als ob jetzt die Eizellen im Entoderm lägen. Die fehlende Außenwand aber wird vom Ectoderm-Mantel des Manubriums gebildet, die Eizellen liegen daher im Ectoderm.

Innerhalb des Ringkanals bildet sich ein Glockenmund, aus dem das mit Eizellen beladene Manubrium hervortritt. Die Glocke tritt

zuerst weit zurück, umwächst aber dann das im Wachstum vorausgeeilte Manubrium wieder.

Die jüngsten männlichen Knospen ähneln nach WEISMANN durchaus den jungen weiblichen Knospen und sind nur durch ihre Stellung unterhalb des weiblichen Gonophors als männliche zu erkennen. Aus dem mehrschichtigen Entoderm differenzieren sich die Sexualzellen, die sich dann in der Seitenwand des Gonophors zusammendrängen, während sich an der Spitze wiederum das epitheliale Gewölbe der Entodermkuppe ausbildet. Über diesem hat sich bereits der Glockenkern gebildet, der sehr bald als Hohlknospe die Entodermkuppe gegen die Leibeshöhle vortreibt. Sobald sich der Hohlraum zur Linsenform ausgeweitet hat, wandern die männlichen Keimzellen aus der Seitenwand der Geschlechtsknospe in den Glockenkern aus, und umgeben den sich emporhebenden Spadix als massiger Hoden. Die Glockenwand verdünnt sich mehr und mehr, die vier Radialschläuche aber sind deutlich sichtbar, nur manchmal scheinen sie zu fehlen. Endlich bildet sich ein Glockenmund, aus dem, nach Durchreißen der dünnen Membran des Manubriums, die zu reifen Spermatozoen umgewandelten Spermatoblasten austreten.

Eigne Untersuchungen.

Beschreibung der weiblichen Gonophoren.

Nach meinen Untersuchungen kann ich weder die Angaben MÜLLERS noch die WEISMANNS bestätigen. Die Bildung der Eizellen erfolgt vielmehr unzweifelhaft schon im basalen Teil jener Ausbuchtung des Stammes, die WEISMANN als doppelwandigen Blindsack und späteren Stiel der Gonophoren-Traube beschreibt; geht also der Bildung der weiblichen Gonophoren-Knospen voraus. Diese Ausbuchtung des Stammes, die CHUN (1897 a) Urknospe nennt, der ich aber lieber den indifferenten Namen »Stammknospe« geben möchte, konnte ich leider in ihrer ersten Anlage nicht beobachten; in den mir zugänglichen jüngsten Kolonien zeigte sich dieselbe bereits als größere Ausbuchtung und war stets schon mit Eizellen gefüllt.

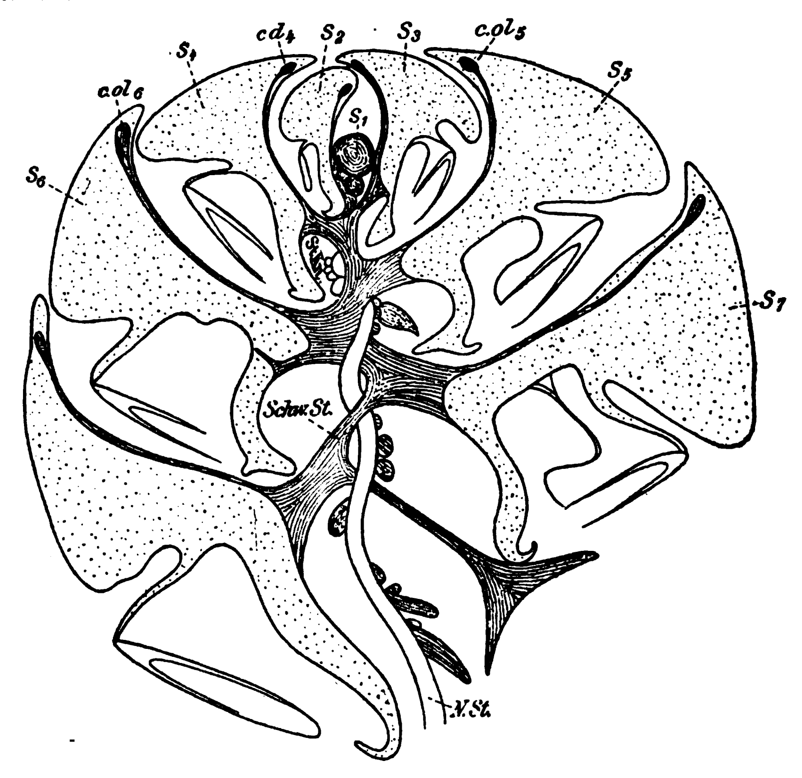
Über die Lage der Stammknospe finden sich in der Literatur verschiedene Angaben, teils wird sie direkt unter der Bildungsstätte der Schwimmzone, teils in einiger Entfernung davon beschrieben; WEISMANN findet sie an dem Vorderende des Stammes. Da gerade über die Frage, wo bei *Hippopodius* das vorderste Ende des Stammes sich befindet, erst neuerdings verschiedene Ansichten vertreten wurden — vgl. CHUN (1897 b), SCHNEIDER (1896) —, so versuchte ich mir über diese

Frage Klarheit zu verschaffen, soweit dies an ausgebildeten Kolonien möglich ist.

Wie bekannt, unterscheidet man bei *Hippopodius* zwei verschiedene Stämme, den Stamm der Schwimmsäule, und den eigentlichen Körperstamm, Stamm der Nährzone genannt. An dem beim Schwimmen nach vorn gerichteten Ende der Kolonie gehen beide Stämme ineinander über; genaue Angaben, wo dies geschieht, liegen nicht vor, auch die Abbildungen von CHUN, HAECKEL, CLAUS und SCHAEPPI lassen darüber im unklaren. Die HAECKELsche Abbildung (1888) läßt sich mit meinen Befunden am allerwenigsten in Einklang bringen, sie wird allenfalls verständlich, wenn man annimmt, daß HAECKEL die Stammknospe für die »Reifungsstätte der Schwimmzone« gehalten hat. Was er dann als Reifungsstätte der Nährzone bezeichnet, würde den bereits am Stamme herabgerückten, schon weit entwickelten Gonophoren entsprechen. Die CHUNsche Abbildung (1897 b) ist zur Orientierung ausgezeichnet, ich gebe sie daher nebenstehend wieder, nur läßt sie, wie auch die andern Abbildungen, über die tatsächliche Lage der Knospungsstätte der Nährzone, also der Stammknospe, im unklaren.

In der auf Taf. XXVIII, Fig. 27 gegebenen Abbildung ist nur der obere Teil der Kolonie wiedergegeben und von den Schwimmglocken jeweils nur die Ansatzstelle gezeichnet, um ein möglichst übersichtliches Bild zu gewinnen. Eine Orientierung über das Gesamtbild wird durch einen Vergleich mit der nebenstehenden Textfigur leicht ermöglicht. Verfolgt man den Stamm von der Knospungsstätte der Schwimmzone (*Kn. Schw.Z.*) an nach abwärts, so findet sich unterhalb der Ansatzstelle der Schwimmglocke S_4 eine Trennung. Die meisten Fasern gehen spiralig gedreht direkt nach unten weiter, und bilden so den Stamm der Nährzone, andre Fasern biegen nach rechts ab und verlaufen in der Ansatzstelle der Schwimmglocke S_5. Von hier aus geht der Hauptteil der Fasern über den Nährstamm hinweg zur Ansatzstelle der Schwimmglocke S_6 (sie sind in der Zeichnung nur punktiert angegeben, um die darunter ziehenden direkten Fasern des Nährstammes sichtbar zu machen), während einige sich bei *c* wieder abzweigen, unterhalb des Stammes nach abwärts ziehen und sich direkt oberhalb der Stammknospe (*St.Kn.*), in der Zeichnung links bei *a* mit dem Nährstamm (*N.St.*) vereinigen. Wir haben also unterhalb der Ansatzstelle der Glocke S_4 die tatsächliche Trennung von Nährstamm und Schwimmstamm. Da der Hauptteil der Fasern des oberen Schwimmstammes, den ich zum Unterschied von dem unteren, freien Schwimmstamm (*Schw.St.*) als Hauptschwimmstamm (*H.Schw.St.*) bezeichne, direkt in den Nährstamm übergeht,

und die andern Fasern, die sich rechts abgezweigt haben, als selbständiger Schwimmstamm weiter gehen, glaube ich, daß es nur irreführend ist, von einer Umbiegung des Nährstammes in den Schwimmstamm zu sprechen. Es handelt sich vielmehr augenscheinlich um eine sekundäre Abzweigung des freien Schwimmstammes vom eigentlichen Hauptstamm.



Textfig. 13.

Längsschnitt durch die Schwimmsäule von *Hippopodius*. (Aus CHUN: Über den Bau und die morphol. Auffassung der Siphonophoren. In Verh. D. Zool. Ges. 1897, Figur 11.) Die Bezeichnungen wurden entsprechend der Fig. 27, Taf. XXVIII abgeändert. *c.ol.*, Ölbehälter; *N.St.*, Nährstamm; *Schw.St.*, Schwimmstamm; *St.Kn.*, Stammknospe; *S.*, Schwimmglocken.

Den von SCHNEIDER (1896) angegebenen »Befund von fundamentaler Bedeutung«, nach dem das Vorderende des Stammes nicht am Vorderende des Tieres liegt, sondern gegen die Nährzone zurückgeschlagen, dort, wo die älteste, größte Deckglocke sich befindet, kann ich somit nicht bestätigen. Nach meiner aus Schnittserien und Totalpräparaten gewonnenen Vorstellung verhält sich der zunächst so kompliziert erscheinende Aufbau einfach so: Das Vorderende des Stammes

liegt auch hier, wie bei den Physophoren, an der Knospungsstätte der Schwimmzone. Von hier aus setzt sich der stark spiralig gedrehte Hauptschwimmstamm nach unten fort. Erst nachdem an ihm mehrere (bei den von mir untersuchten Tieren stets vier) Schwimmglocken entstanden sind, findet eine Trennung statt, der Hauptteil geht direkt in den Nährstamm über, der andre Teil bildet den freien Teil der Schwimmsäule. Etwas unterhalb der Verzweigung, also am Beginn des eigentlichen Nährstammes, findet sich die Knospungsstätte der Nährzone, das ist die Stammknospe. Es lassen sich diese Verhältnisse ganz ungezwungen mit denen andrer Siphonophoren vergleichen, der einzige Unterschied liegt eben darin, daß der Schwimmstamm bei seinem Übergang in den Nährstamm bei *Hippopodius* noch einen Seitenzweig bildet, der nun zur freien Schwimmsäule auswachsend sich über den Nährstamm ausbreitet, und so der eigentlichen Nähr- und Geschlechtskolonie einen vortrefflichen Schutz gewährt.

Über den Aufbau der Stammknospe und der sich von ihr abschnürenden Gonophoren kann man sich leicht an der Übersichtsfigur (Fig. 27) orientieren. Bei *b* liegt der basale Teil der Knospe, hier ist der Entstehungsort der Eizellen. Indem diese an Größe zunehmen, rücken sie immer mehr nach dem oberen Teil, wo sie in Ausbuchtungen der Knospe eintreten, um dann, sich immer weiter von der Knospe abschnürend und in einer spiralen Drehung über den Stamm erhebend in der Nähe der Ansatzstelle der Knospe den Stamm wieder zu erreichen und nun an den gleichfalls spiralig gewundenen Nährstamm herabzurücken.

Zerlegt man den basalen Teil der Stammknospe in Schnitte, so zeigen sich in dem teils einschichtigen, teils mehrschichtigen Ectoderm verschiedene Arten von Zellen; unter diesen befinden sich einige, die den jungen Eizellen sehr ähnlich sehen. Öfters zeigte sich hier auch die Grenze zwischen Ecto- und Entoderm unterbrochen. Es macht daher wohl zuerst den Eindruck, als ob die Eizellen aus dem Ectoderm in das Entoderm einwanderten; dies ist aber nicht der Fall, da einmal nirgends ein solcher tatsächlicher Übergang nachweisbar ist, anderseits solche ectodermale Eizellen auch in den schon viel älteren ausgebildeten Gonophoren gefunden werden, und schließlich auch die tatsächliche Bildungsstätte unzweifelhaft im Entoderm nachweisbar ist. Ob diese im Ectoderm liegenden abortiven Eizellen nicht darauf zurückzuführen sind, daß früher die Keimstätte nicht auf das Entoderm beschränkt war, konnte ich nicht feststellen, da ich keine jungen Exemplare, bei denen ich die Entstehung der Stammknospe untersuchen konnte, zur Verfügung hatte.

Das vielschichtige Entoderm begrenzt einen mit der gemeinsamen Leibeshöhle des Stammes kommunizierenden Hohlraum. In dem apicalen Teil der Knospe ist es völlig mit schon weit entwickelten Eiern angefüllt, die nach unten zu immer mehr an Größe abnehmen, bis im basalen Teil der Knospe (Fig. 27 *b*) die eigentliche Bildungsstätte der Eizellen folgt. Es läßt sich hier die Eibildung in ihren einzelnen Stadien auf das schönste verfolgen. Doch möchte ich, da ich in einer späteren Arbeit eine ausführliche Beschreibung der Reifungserscheinungen der Keimzellen von Siphonophoren zu geben gedenke, hier nur einige besonders interessante Stadien dieses Prozesses abbilden. In Fig. 28 gebe ich zwei der jüngsten von mir beobachteten Stadien wieder. Die Zelle *A* zeigt wohl den ersten Anfang der Eibildung, der Kern hat an Größe zugenommen, und fällt mit seinem hellen, ungefärbten Plasma, das im Inneren den kleinen Nucleolus enthält, als Keimbläschen sofort auf. In der dicht daneben liegenden Eizelle *b* hat das Keimbläschen fast die ganze Größe der Zelle erreicht, sein Nucleolus ist bereits in mehrere einzelne Brocken zerfallen. In den folgenden Stadien sind die Zellgrenzen nicht mehr sichtbar, die Kerne sind erheblich gewachsen, ihr Plasma ist ganz mit kleineren Chromatinbrocken angefüllt, die sich zu einem dunklen Körper in der Mitte des Zellkernes anhäufen (Synapsis) (Fig. 29). Weiterhin nehmen die Kerne noch immer beträchtlich an Größe zu, während das Chromatin in zahlreichen Fäden geordnet dieselben ganz erfüllt (Fig. 30). Allmählich rückt dann das Chromatin zum größten Teil an die Peripherie der Kerne (Fig. 30 *b*, *c*), während in der Mitte ein immer größer werdender Nucleolus entsteht (Fig. 31 *a*, *b*). Dabei verleiht das Chromatin, das sich am Rande des Kernes als eine fast homogen erscheinende Schicht anordnet (Fig. 31 *c*), dem ungefärbten Kernplasma eine mehr oder weniger lappig-zackige Gestalt. Es ist dies die Gestalt, die für die in die Gonophoren einwandernden Eizellen charakteristisch ist (Fig. 32). In diesem Stadium werden auch die Zellgrenzen wieder sichtbar.

Mit dem weiteren Wachstum des Eies und der Ansammlung von Dottermasse im Eiplasma beginnt dann ein eigentümlicher Prozeß, der in einem Austritt des an der Peripherie angesammelten Chromatins aus dem Kern besteht. In Fig. 33 sieht man oben zwei Chromatinbröckchen noch innerhalb des Kernes, während das andre Chromatin in Gestalt rundlicher Körperchen der Kerngrenze außen dicht anliegt. Diese an eine Chromatinreduktion erinnernden Bilder sind bis in die ältesten Gonophoren zu verfolgen. In Fig. 34 bilde ich ein solches Ei ab, das bereits von dem Ectoderm des Manubriums

(*man.*) follikelförmig umgeben ist. Das Keimbläschen hat sich mehr und mehr abgerundet, an seiner Peripherie sitzen die größeren oder kleineren ausgeschiedenen Chromatinkörperchen, während im Inneren sich ein großer, dunkel gefärbter Nucleolus befindet mit einem vacuolenartigen hellen Bläschen in der Mitte, das zuweilen an seiner Peripherie noch ein kleines Bläschen zeigt.

Nach dieser kurzen Übersicht über die bei der Entwicklung der Eizellen zu beobachtenden Bilder, auf deren Bedeutung ich hier nicht weiter eingehe, kehre ich zu den Keimzellen in der Stammknospe zurück. Wir sahen, wie sie immer an Größe zunehmend, bis an das apicale Ende der Knospe vorrücken, und nun in die Divertikel, die zu den späteren Gonophoren führen, eintreten. Daß die Eizellen selbst die Veranlassung zur Ausbuchtung des Ectoderms geben, scheint mir unwahrscheinlich, da ich den weichen, allen Widerständen nachgebenden Eizellen eine solche Wirkung nicht zutrauen kann. Ich glaube vielmehr, daß durch das allgemeine, auch im Ectoderm herrschende, nach einer Richtung fortschreitende Wachstum der Anlaß zu einer Ausbuchtung bedingt ist. Aus diesem »einseitig« fortschreitenden Wachstum wird auch die bereits besprochene Anordnung der Gonophoren und ihre spirale Erhebung über den Stamm allein verständlich. Daß es sich bei diesen Vorgängen tatsächlich um ein selbständiges »allgemeines« von den Keimzellen unbeeinflußtes Wachstum handelt, wurde mir zur Gewißheit, durch die Beobachtung, daß die Bildung der Divertikel durchaus nicht zuerst erfolgt. Bevor diese auftreten, zeigt sich vielmehr eine von den Eiern völlig unabhängige, starke Wucherung des Ecto- und Entoderms, die zu einer anfangs stets zweischichtigen Knospe mit ganz engem Lumen führt (Fig. 35 $M.St._1$). Erst wenn diese Knospe, die Anlage des späteren Nährpolypen, eine gewisse Größe erreicht hat ($M.St._2$), beginnt das Ectoderm, das sich an dieser Knospe staut, sich auszubuchten (Fig. 35 $Gon._2$). Ist dieses Stadium einmal erreicht, dann ist es erklärlich, ja notwendig, daß die von unten her unter starkem Druck heraufwandernden Eizellen in diese Ausbuchtung eintreten; damit erst beginnt die Gonophorenbildung. Während sich das erste Divertikel nun in die Länge ausdehnt, entsteht neben ihm an der Stammknospe eine neue Knospe, und, wie oben, eine neue Ausbuchtung. Durch diese immer weiter gehenden, stets paarweis auftretenden Anlagen von Nährpolyp und Gonophor rücken die ersten, bereits weit über die Stammknospe hervortretenden Gonophoren ($Gon._3$, $Gon._4$), der Form der Stammknospe folgend, in einer Spirale vor, bis sie den Stamm unterhalb ihres Entstehungsortes wieder erreicht haben, wo sie mit dem jetzt

nach unten fortschreitenden Wachstum langsam am Stamme herabrücken (Fig. 27).

Aus den oben geschilderten Vorgängen ist wohl ohne weiteres ersichtlich, daß die Stammknospe zeitlebens am Stamm erhalten bleibt, tatsächlich findet man sie auch in den ältesten Kolonien stets neben den verschiedenen Entwicklungsstadien der Gonophoren. Diese Persistenz der Stammknospe weist CHUN (1892), für die Monophyiden und Diphyiden nach; betreffs der Calycophoriden hebt er, auf WEISMANN gestützt, ausdrücklich hervor, daß die von ihm untersuchte *Stephanophyes superba* die einzige Calycophoride mit persistierender Urknospe sei. Da sich nun WEISMANNS Angabe, daß die Keimdrüse von *Hippopodius* zum Stiel der späteren Gonophoren-Traube würde, durch meine Untersuchung als irrig ergeben hat, so muß also auch *Hippopodius* zu den Siphonophoren mit bleibender Stammknospe gerechnet werden. Das von CHUN für die Mono- und Diphyiden abgeleitete Knospungsgesetz, nach dem die Gonophoren sich stets nach links und rechts alternierend abschnüren, hat für *Hippopodius* keine Gültigkeit.

Ich bin bisher auf die Frage, wie wir diese Stammknospe und die ihr entsprechenden Genitaltrauben von *Rhizophysa* und *Physalia* aufzufassen haben, nicht eingegangen. Über die Deutungen derartiger Geschlechtsanlagen bei Siphonophoren stehen sich die Ansichten von CHUN und SCHNEIDER einander schroff gegenüber. CHUN (1897 a) deutet sowohl die Stammknospe (Geschlechtsdrüse WEISMANN, Urknospe CHUN), wie auch die Genitaltrauben als verschiedentlich rückgebildete bzw. umgebildete Blastostyle, die den »bei Hydroiden weit verbreiteten und vielfach blindgeschlossenen gleichnamigen Bildungen durchaus homolog sind«. Die von HAECKEL (1888) als Blastostyle gedeuteten langen Hohlschläuche an den Genitaltrauben der Auronekten nennt CHUN Genitaltaster, die »durchaus nichts mit den hier in Rede stehenden Bildungen gemein haben. Niemals knospen an den Genitaltrauben (soll wohl Genitaltastern heißen) die Gonophoren, niemals erhalten sie von seite der letzteren ihre Genitalprodukte zuerteilt«. »Ich glaube wohl nicht im Unrecht zu sein, wenn ich das Vorkommen von mit Keimzellen erfüllten Blastostylen als einen allgemeinen Charakterzug der Calycophoriden und Physonekten hinstelle. Ob die Blastostyle sich lang ausziehen oder kugelige, knospenförmige Auftreibungen bilden, ob sie einfache Hohlschläuche repräsentieren oder sich vielfach verzweigen, ist für ihren morphologischen Charakter irrelevant.«

Gegen diese Auffassung wendet sich SCHNEIDER (1898), indem er

schreibt: »Es sei hier nochmals erwähnt, daß CHUN die Stiele der Genitalpolypen, nicht diese selbst, wie es doch richtig ist, für Blastostyle erklärt und zu dieser merkwürdigen Auffassung durch falsche Beurteilung der Genitaltrauben der Calycophoren und Physophoren veranlasst wurde.« »Unter Blastostyl versteht man einen mehr oder minder reduzierten Polypen, an dem Gonophoren knospen.« »In der Definition ist gar nicht eingeschlossen, daß der Blastostyl der Bildner der Keimzellen sei.« »Wenn bei den Calycophoren und Physophoren die Keimstätte als buckelförmige Vortreibung des Stammes erscheint, so ist deshalb, weil hier die Keimzellen entstehen, diese Vortreibung noch lange nicht als reduzierter Polyp aufzufassen.«

Nach SCHNEIDER sind also die Stammknospen als lokalisierte Keimstätten, die Genitaltrauben als reich verzweigte Gonophorenstiele anzusehen. »Blastostyle sind allein die polypoiden Schläuche, welche Ansicht auch HAECKEL teilt.« — Wie SCHNEIDER sich in seiner Deutung der Blastostyle der Physalien und Rhizophysen auf HAECKEL (1888) berufen kann, ist mir unverständlich. Sowohl im Text (S. 323, 346), als auch auf den Abbildungen (Taf. XXVI) bezeichnet HAECKEL (1888) die letzten Enden der Zweige (vgl. *G.T.* Textfig. 7) ausdrücklich als »Gonopalpon« (Sexualpalpon), während er die unter diesen Tastern befindlichen Enden der Zweige »Gonostyle« (Blastostyl) nennt (Taf. XXVI Fig. 8 *gs*). Daß HAECKEL aber nicht bloß diese letzten Verzweigungen (also etwa von c_1, c_2, c_3, c_4 der Textfig. 7 ab), sondern die ganze Genitaltraube (gonodendra HAECKEL) als verzweigtes Blastostyl auffaßt, geht ja daraus hervor, daß er S. 312 schreibt: »All Cystonectae possess monoecious corns, monoclinic cormidia, and monostylic gonodendra, male and female gonophores arising from the same ‚branched gonostyle‘.« »The stem of the gonostyle is always richly ramified, and bears on each branch one or several sexual palpons, a single gynophore or female medusome, and a great number of androphores or male medusomes.«

Die Ansichten über die Deutung der Blastostyle bei Siphonophoren sind, wie man sieht, noch keineswegs geklärt. Ich kann auf die Frage im allgemeinen nicht näher eingehen, da ich noch nicht eine genügend große Zahl von Siphonophoren untersucht habe. Wenn wir jedoch von der Bedeutung der Blastostyle bei den Hydropolypen ausgehen, so müssen wir mit SCHNEIDER ein Blastostyl als einen mehr oder minder reducierten Polypen, an dem Gonophoren knospen, definieren. Gemäß dieser Auffassung kann ich mich in der Beurteilung der Verhältnisse von *Hippopodius* der Ansicht SCHNEIDERS anschließen. In der Stamm-

knospe erkenne ich die scharf lokalisierte Keimzone. Früher mag diese Zone allgemein im Stamm verbreitet gewesen sein, so daß die Keimzellen überall in die frühzeitig am Stamm entstandenen Polypen einwanderten, sie so im Blastostyle verwandelten und an ihrem Stiel die Bildung der Gonophoren veranlaßten. Im Laufe der Zeit hat sich die Keimzone an einer Stelle fixiert, und veranlaßte durch die jetzt hier massenhaft auftretenden Keimzellen eine Ausbuchtung des Stammes (Stammknospe). Dadurch, daß diese Keimzone sich sehr früh differenzierte, fiel schließlich die Auswanderung der Keimzellen mit der Bildung der Polypen zusammen, so daß wir noch jetzt die regelmäßige, von mir näher ausgeführte gleichzeitige Entstehung von je einer Knospe des späteren Magenschlauches und dem dazugehörigen, weiblichen Gonophor antreffen. Ursprünglich haben die Gonophoren an dem Stiel der Polypen gesessen, daher findet man noch jetzt bei den jüngeren Knospen zuweilen die Gonophoren so nah am Stiel, daß es nicht möglich ist, zu unterscheiden, ob sie am Stamm selbst, oder an dem Polypen sitzen. Die weiter entwickelten Geschlechtsgruppen sitzen zwar am Stamm, aber stets dicht an der Wurzel des Polypen.

Bei *Rhizophysa* und *Physalia* liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch hier möchte ich die Genitaltrauben als reich verzweigte Keimzone auffassen. Die Keimzellen entstehen im Vergleich mit *Hippopodius* sehr spät; bei *Rhizophysa* in den Seitenästchen der Traube, bei *Physalia* erst in den Gonophoren. Echte Blastostyle aber gibt es hier nicht. Wollen wir, mit Schneider, wenn ich ihn recht verstanden habe, die unterhalb der polypoiden Schläuche befindlichen letzten Enden der Genitaltraube als Blastostyle bezeichnen (Textfig. 7 c_1, c_2), dann wäre nicht einzusehen, warum man nicht auch die nächst tiefer liegenden Verzweigungen mit zu solchen Blastostylen rechnen sollte, um so mehr als sie ja alle noch vereinzelte Gonophoren tragen. Damit wäre aber dann die Chunsche Auffassung der stark verzweigten Blastostyle gegeben.

Ich halte es daher für angebracht, den Ausdruck »Blastostyl« für *Rhizophysa* und *Physalia* fallen zu lassen. Die letzten polypoiden Endzweige (*G.T.*) bezeichne ich mit den Chunschen indifferenten Namen »Genitaltaster«, da wir noch gar nicht wissen, was aus ihnen im Laufe ihrer freien Entwicklung wird.

Wir hatten gesehen, wie die Gonophoren als einfache Divertikel sich jeweils mit der Anlage eines Nährpolypen von der Stammknospe abschnürten und am Stamm herabrückten. Die anfänglich das Lumen des Divertikels prall anfüllenden Eizellen legen sich mit dessen Wachstum in die Länge einschichtig an das Ectoderm an, während sie von

der Leibeshöhle durch ein feines Epithel von Entodermzellen begrenzt werden. Einzelne Entodermzellen sind aber auch noch ziemlich lange zwischen den Eizellen nachweisbar. Jetzt beginnt das Entoderm auszuwachsen, drängt die an der Spitze gelegenen Eizellen zurück, und bildet direkt unter dem Ectoderm eine einzellige solide Schicht (Entodermkuppe — Weismann), die aber in der hier auftretenden Gestalt und entsprechend ihrer weiteren Entwicklung nach dem Vorschlag von Goette besser Spadixplatte genannt wird (Fig. 36 *Sp.Pl.*).

Durch das Auftreten des Glockenkernes, der angeblichen Einbuchtung des Entoderms, Erhebung des Spadix und Wanderung der Eizellen tritt nunmehr das Gonophor in das medusoide Stadium ein. Über diese wichtigen Vorgänge liegen als Untersuchungen an weiblichen Gonophoren nur die von Weismann und Chun (1891) vor. Chun bestätigt die Angaben Weismanns durchaus, nur hebt er hervor, daß junge Gonophorenanlagen selten sind, daß es ihm daher nicht möglich war zu verfolgen, wie die Wanderung der Eizellen in den Glockenkern vor sich geht. Seine Hoffnung, diese Lücke durch die Entwicklungsvorgänge der männlichen Gonophoren ausfüllen zu können, scheint sich nicht erfüllt zu haben, wenigstens weist er dort nur auf die gegebene ausführliche Beschreibung der weiblichen Gonophoren hin.

Es ist mir nun gelungen, auch für *Hippopodius* die von Goette für die Hydromedusen angegebene Entstehung der Radialkanäle durch vier von Anfang an getrennte Radialschläuche nachzuweisen. Allerdings waren die genaueren Verhältnisse der weiteren Entwicklung bei der Größe der Eier und der dadurch bedingten Verzerrung aller Schichten schwierig festzustellen. Fig. 36 zeigt ein sehr instruktives Bild, das ich auf meinen Präparaten häufiger beobachtete. Der Glockenkern (*Gl.K.*) erscheint als eine nach außen gerichtete Verdickung der basalen Schicht des Ectoderms, so daß seine Unterseite ganz eben erscheint. Die Spadixplatte hingegen ist gegen den Rand hin etwas aufwärts gekrümmt, und bildet so mit dem Entoderm der Seitenwände des Gonophors eine Falte. Diese erste Aufwärtskrümmung des Entoderms bildet die Wurzel der Radialschläuche, und entsteht also durchaus unabhängig vom Glockenkern.

Erst in der Folge dringt der deutlich zweischichtige, mit einem Lumen in der Mitte versehene Glockenkern gegen die Spadixplatte vor, wo er sich linsenförmig zwischen dem aufwärts gekrümmten Entoderm ausbreitet, in dem man gleichzeitig vier getrennte Radialschläuche erkennen kann. Fig. 37 zeigt einen Längsschnitt einer Serie durch ein solches Stadium. Links ist ein Kanal getroffen, während rechts nicht

die Spur davon zu sehen ist. Es geht hier das seitliche Entoderm der Knospe ununterbrochen, also nicht in eine zweischichtige Entodermlamelle, sondern direkt in die Spadixplatte über. Verfolgt man die Serie weiter, so verschwindet der Kanal auf der linken Seite, während jetzt der rechte Kanal sichtbar wird.

In diesem Stadium beginnt die Überwanderung der Eizellen in den Spadix. Dies geschieht in den Interradien, wo die vorgerückten Eizellen an die Spadixplatte direkt anstoßen. Das auf der Fig. 37 angeschnittene Ei *a* beginnt eben in die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) überzuwandern, wobei es also eine zweischichtige Entodermlamelle gar nicht zu passieren braucht.

Die in die Spadixplatte eingedrungenen Eier dringen nun in die Glockenhöhle ein. Die Frage, ob sie hierbei tatsächlich in die ectodermale untere Wand des Glockenkernes einwandern, wie es WEISMANN annimmt, oder nur diese Wand vor sich herschieben und zwischen Ectoderm und Entoderm liegen bleiben, wie es CHUN (1896, S. 623 Anm. 2) für wahrscheinlich hält, muß ich hier unentschieden lassen. Ich halte es bei der Größe der Eier und der dadurch bedingten außerordentlichen Verdünnung der in Frage kommenden Schichten für ausgeschlossen, eine durchaus einwandfreie Entscheidung zu fällen. So zeigt der in Fig. 38 abgebildete Schnitt wohl sehr schön auf der rechten Seite die Stelle eines Interradiums, in dem die Eizellen aus dem Entoderm der Leibeswand direkt in die Spadixplatte vordringen können, während auf der linken Seite dieser Weg durch die Leibeshöhle, die in den Kanal übergeht (die Fortsetzung des Kanals selbst ist nicht sichtbar) unterbrochen ist, läßt ferner zwei noch in der Spadixplatte liegende Eier, das rechte nur im Anschnitt und zwei bereits in die Glockenhöhle hervorgedrungene gut erkennen, gibt aber über die Art, wie dieselben dahin gelangt sind, keinen Aufschluß.

Eher könnte wohl der in Fig. 39 abgebildete Schnitt eine Erklärung der Vorgänge geben. Dieser, wie der vorher besprochene Schnitt (Fig. 38) sind etwas schräg getroffen, so daß der proximale Teil des Gonophors geschlossen erscheint. In diesem jüngeren Stadium ist zwar noch keine Eizelle gegen die Glockenhöhle vorgedrungen, wohl aber hat die einzige bisher in die Spadixplatte übergewanderte Eizelle (auf diesem Schnitt nur im Anschnitt zu sehen) eine starke Einbuchtung des Glockenkernes hervorgerufen. Es erweckt dies wohl den Anschein, als ob die nun folgenden Eizellen den Boden des Glockenkerns weiter einbuchten und dadurch zu einer dünnen Lamelle ausdehnen müßten, doch ist eine Einwanderung in das Glockenkerngewölbe durch diesen Befund

noch nicht völlig widerlegt. Wenn WEISMANN behauptet, gerade bei *Hippopodius* sich mit aller Bestimmtheit überzeugt zu haben, daß die Eizellen in das innere Blatt des Glockenkerns auswandern, so vermisse ich den Beweis dafür. Die Abbildungen, auf die er verweist, würden ebenso gut das Gegenteil erläutern können, und im Text gibt er selbst einige Zeilen später zu, daß einige Eizellen die Wand des Glockenkernes stark vor sich hertreiben.

Die anfänglich dicht gedrängt gegen die Glockenhöhle vorgeschobenen Eier ordnen sich mit dem Wachstum des Gonophors in eine Schicht. Zu gleicher Zeit wächst der Glockenkern nach abwärts, während das die Eier im Inneren begrenzende Entoderm sich zu einer soliden Schicht entwickelt und so zum Spadix wird (Fig. 40). Wenn aber das Gonophor weiter an Größe zugenommen und die erst eng aneinander gepreßten Eier anfangen auseinander zu rücken, dringt der Spadix in die Zwischenräume zwischen ihnen ein, und umwächst die Eier mehr und mehr. Dieses Umwachsen der Eizellen vom Entoderm geht so weit, daß sie zuletzt völlig von ihm eingeschlossen sind; nur die kleine Strecke, wo das Ei an das Ectoderm anstößt, bleibt frei, es ist dies die Stelle, wo später das Ei nach außen austritt (Fig. 42). Die in den jüngeren Stadien (Fig. 40) noch erkennbare Glockenkernschicht (*ect.'''*) ist hier nicht mehr zu sehen.

Die Eizellen haben jetzt, fast völlig im Entoderm eingebettet, ihre bleibende Stelle erreicht, und das Gonophor tritt in das letzte Stadium seiner Entwicklung ein. Auf Querschnitten läßt sich der medusoide Bau des Gonophors nur noch bei sehr günstigen Objekten und auch hier nur schwer nachweisen, da die Glockenwand mit ihren drei Schichten und den vier Radialkanälen sehr dünn ist (Fig. 41). Zuweilen erkennt man auf Längsschnitten durch jüngere Stadien (Fig. 40) außer den nicht unterscheidbaren drei Schichten der Glockenwand (*Glw.*) die den Eiern dicht anliegende dritte Ectodermschicht (*ect.'''*). Nachdem aber an der Spitze der Glocke der Mund durchgebrochen ist (Fig. 42), zieht sich der Glockenmantel über das mit Eiern angefüllte Manubrium zurück, faltet sich kranzförmig um den Stiel des Gonophors und nimmt wieder bedeutend an Dicke zu. Schon in Fig. 42 kann man an dem oberen Teil des Glockenmantels die ursprünglichen Schichtungsverhältnisse wieder deutlich erkennen (*ect.'*, *ent.*, *ect.''*), noch schöner aber lassen sie sich nachweisen, wenn der Mantel sich völlig bis an den Stiel des Gonophors zurückgezogen hat (Fig. 43).

Schneidet man den unteren Teil eines Gonophors in diesem Stadium quer, so ergibt sich ein Bild, wie ich es in Fig. 44 wiedergebe. Dieser in

der Richtung *A—B* der Fig. 43 gefallene Schnitt zeigt deutlich die drei Schichten der Glockenwand: das Exumbrellarectoderm (*ect.'*), das Entoderm (*ent.*) mit den vier Kanälen ($rad._{1-4}$) und das Subumbrellarectoderm (*ect.''*). Es folgt dann der freie Raum (*R.*) zwischen dem Mantel und dem Gonophor und die die Eizellen umgebende Schicht (*ect.'''*), während in der Mitte gerade die die einzelnen Eier umschließende Entodermschicht des Spadix (*Sp.*) angeschnitten ist. In den ältesten Gonophoren ist die Glockenwand wieder emporgewachsen, hat sich völlig abgeplattet und umschließt so das Gonophor wieder. Das sich auf meinen Schnitten öfter zeigende Austreten der Eier oder gar nur der Kerne allein, kann nur Kunstprodukt sein.

Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Die männlichen Gonophoren entstehen am Stiel der weiblichen Gonophoren derart, daß zuerst »ein« Gonophor als Ausbuchtung der unteren Wand des weiblichen Gonophors entsteht (Fig. 37 *gon.*), während später an der Basis dieses ersten männlichen Gonophors (Fig. 45 $Gon._1$) das zweite Gonophor ($Gon._2$) entsteht. In einer ausgebildeten Geschlechtsgruppe zeigt sich also ein schon weit entwickeltes weibliches Gonophor, an dessen Stiel wieder zwei junge männliche. Die Angabe WEISMANNS, daß diese Anordnung eine regelmäßige sei, kann ich jedoch nicht bestätigen. Ich fand vielmehr bisweilen nur ein, bisweilen aber auch drei männliche Gonophoren an einem Stiel vereinigt, und ich glaube, daß nach diesen und den Befunden der früheren Autoren die Annahme, daß bei den Siphonophoren die Zahl und Stellung der Geschlechtsorgane eine feststehende und für die Art charakteristische sei, fallen gelassen werden muß.

Die jüngsten Knospen der männlichen Gonophoren sind als solche von Anfang an durch ihr mehrschichtiges Entoderm leicht zu erkennen. In den jüngsten Gonophoren füllt das Entoderm das Innere völlig aus (Fig. 45 $Gon._2$), erst mit dem weiteren Wachstum bildet sich ein Lumen in der Mitte (Fig. 37 *Gon.*), das sich dann bis an die Spitze des Gonophors ausdehnt. Hier ordnet sich, wie bei den weiblichen Gonophoren, das Entoderm direkt unter dem Ectoderm zu einer einzelligen, soliden Schicht, der sog. Spadixplatte (Fig. 45 *Sp.Pl.*). Die übrigen Entodermzellen häufen sich in der Mitte des Gonophors zusammen. In dieser, das Gonophor in der Mitte wie ein Gürtel umziehenden, dicken Zone (Fig. 45 *K.Z.*) beginnt die Differenzierung der Entodermzellen zu Keimzellen. Es lassen sich auch hier wieder an den Kernen ähnliche Vorgänge nachweisen, wie sie bei den Eizellen näher besprochen wurden.

Die Anlage des Glockenkerns als linsenförmiges Gebilde an der Spitze des Gonophors, seine Einsenkung ins Innere und die vier getrennten Radialschläuche bilden sich genau, wie bei den weiblichen Gonophoren. Fig. 46 zeigt einen Schnitt, wo wieder auf der einen Seite der Kanal (*rad.*) getroffen, auf der andern Seite das Entoderm interradial ununterbrochen in die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) übergeht. Auf Querschnitten zeigen sich wiederum die vier durch die Umbrellarplatte getrennten Radialkanäle. Die Wanderung der Spermatoblasten nach der Glockenhöhle erfolgt hier direkt, d. h. sie rücken nicht erst in die Spadixplatte vor, sondern wandern in den Interradien direkt zwischen die entodermale Spadixplatte und den ectodermalen Boden der Glockenhöhle. Hier buchten sie den keinen Widerstand leistenden Boden derselben ein und verdrängen allmählich die Höhle ganz (Fig. 47). Die Bildung des Spadix erfolgt wie bei den weiblichen Gonophoren.

Damit erreichen auch die männlichen Gonophoren den medusoiden Bau, besonders die vier Radialkanäle lassen sich auf Querschnitten durch das obere Ende älterer Stadien gut nachweisen. In der weiteren Entwicklung treten dieselben merkwürdigen Vorgänge auf, wie bei den weiblichen Gonophoren: der Glockenmund bildet sich an der Spitze, die Glockenwand zieht sich weit über das Manubrium zurück (Fig. 48), bis sie sich dann wieder über das enorm ausgedehnte Manubrium vorstülpt.

Rückblick.

Bei allen von mir untersuchten, männlichen wie weiblichen Gonophoren konnte ich die Entstehung der vier, bzw. zwei Radialkanäle aus den in entsprechender Zahl auftretenden Magenrinnen durch selbständiges Wachstum, ohne Einfluß des Glockenkerns nachweisen.

Die Keimzellen entstehen wie bisher allgemein angenommen im Entoderm, nur bei *Physalia* konnte die ectodermale Abstammung der Spermatoblasten, wenn nicht ganz bestimmt, so doch mit großer Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden. Die Differenzierung der Eizellen erfolgt bei *Hippopodius* sehr früh, in der Stammknospe. Viel später entstehen die männlichen Keimzellen; bei *Rhizophysa* konnten sie entgegen Chun schon in den Seitenästchen der Geschlechtstrauben nachgewiesen werden, während sie sich bei *Physalia* und *Hippopodius* erst in den Gonophoren selbst differenzieren.

Eine Auswanderung der Keimzellen in das Ectoderm findet bei keiner Form statt. Die männlichen Keimzellen lagern sich allgemein zwischen den ectodermalen Glockenkern und den entodermalen Spadix

des ausgebildeten Gonophors, auch die Eizellen von *Hippopodius* nehmen aller Wahrscheinlichkeit nach dieselbe Lage ein. Die Wanderung aus den Seitenwänden des Gonophors gegen den Glockenkern erfolgt entweder in der Weise, daß die Keimzellen auf den Interradien in die Spadixplatte vordringen, und von dort aus ihre definitive Stätte erreichen, oder durch ein direktes Vordringen gegen die Glockenhöhle.

Die Entwicklung der Gonophoren zum medusoiden Bau geht bei den weiblichen Gonophoren und den männlichen von *Hippopodius* in der bekannten Weise vor sich. Die männlichen Gonophoren von *Rhizophysa* hingegen zeigen eine Vereinfachung, indem eine typische Glockenhöhle nicht zur Ausbildung kommt. Auch die weitere Entwicklung geschieht hier nicht wie üblich, sondern durch ein nach unten gerichtetes Wachstum mit gleichzeitiger nach abwärts zunehmender Verschmelzung der Täniolenränder. Ganz eigenartige Verhältnisse finden sich endlich bei den männlichen Gonophoren von *Physalia.* Durch das tiefe Vordringen des Glockenkerns gelangen die Keimzellen mit dem sie umschließenden Entoderm in die Leibeshöhle des Stammes, von wo aus sie dann später wieder in die äußeren Gonophoren vordringen.

Betreffs der Entwicklung und des Aufbaues der Geschlechtstrauben von *Rhizophysa* und *Physalia* konnte ich mich den Angaben CHUNS anschließen, nur die weiblichen Gonophoren von *Rhizophysa* wurden nicht an der Grenze von Gonophoren und Geschlechtstaster angetroffen, sondern weiter unterhalb zwischen den männlichen Gonophoren. Der Auffassung der Geschlechtstrauben als reich verzweigte Blastostyle kann ich nicht zustimmen, es erscheint mir vielmehr richtiger, sie von einer Verzweigung der Keimzone herzuleiten. Echte Blastostyle gibt es bei *Rhizophysa* und *Physalia* nicht. Für die schlauchförmigen Enden der Zweige empfiehlt es sich, solange deren Entwicklung noch unbekannt ist, den indifferenten Namen Genitaltaster beizubehalten.

Auch in der Stammknospe von *Hippopodius* erkenne ich die scharf lokalisierte Keimzone. Sie wird niemals zum Stiel der späteren Gonophorentraube, sondern bleibt zeitlebens am Stamm erhalten, während sich die Gonophoren von ihr abschnüren. — Der Aufbau des Stammes von *Hippopodius* entspricht dem der Physophoriden. Die auffällige Bildung des freien Schwimmstammes ist nicht einem dem Wachstum des Nährstammes entgegengesetzten Wachstum zuzuschreiben, sondern kann nach den anatomischen Befunden nur als ein Seitenast (Scheinstamm CHUN) des Hauptschwimmstammes gedeutet werden.

Das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Arbeit endlich ist der Nachweis, daß die alte AGASSIZ-WEISMANNsche Lehre über die Ent-

stehung der Medusen für die Siphonophoren nicht anerkannt werden kann, wie dies in gleicher Weise GOETTE für die Hydromedusen nachwies. Daß durch diesen Befund auch ein neues Licht auf die Frage der Abstammung der Siphonophoren von Hydromedusen geworfen wird, mag hier nur angedeutet sein.

Straßburg i/Els., im Juli 1906.

Nachtrag.

Nachdem diese Untersuchung bereits im Juni 1906 abgeschlossen, und mein Manuskript schon dem Druck übergeben war, erschien im ersten Hefte des vorliegenden Bandes eine Arbeit von Dr. med. OTTO STECHE: »Die Genitalanlagen der Rhizophysalien«, in der die Entstehung der Gonophoren von *Rhizophysa* und *Physalia* ebenfalls eingehender geschildert werden. Da sich in den beiden Parallelarbeiten einige auffallende Verschiedenheiten zeigen, möchte ich die wichtigsten Punkte hier kurz besprechen.

Leider finde ich in der Arbeit von STECHE keine genaueren systematischen Angaben. Der Verfasser spricht nur von *Physalia* ohne irgend eine Speciesangabe, auch bei *Rhizophysa* ist nicht angegeben, an welcher der drei genannten Formen die Untersuchungen angestellt wurden. Betreffs *Rhizophysa* glaube ich jedoch annehmen zu können, daß es sich hauptsächlich um die gewöhnlichste Form, die auch von mir untersuchte *Rhizophysa filiformis* handelt, und will deshalb auf die abweichenden Befunde kurz eingehen.

Über das Auftreten und den Aufbau der Geschlechtsorgane von *Rhizophysa* stimmen unsre Angaben überein, meine Beobachtungen über die Entstehung der Geschlechtszellen werden hingegen durch die Befunde von STECHE ergänzt. Ich hob hervor, daß die Differenzierung einzelner Entodermzellen zu Geschlechtszellen nicht erst in den Gonophoren selbst, wie bisher angegeben, sondern bereits in den Seitenästchen, an denen diese entstehen, vor sich geht. STECHE stellt nun fest, daß schon viel früher, in den jüngsten Anlagen der Genitaltraube, gewisse »interstitielle Zellen« im Entoderm nachweisbar sind, die in Nestern unmittelbar unter der Stützlamelle zusammenliegen, und die, wie ihr späteres Schicksal ergibt, schon jetzt als »wohl differenzierte Keimzellen« anzusehen sind.

Ich konnte diese so frühe Differenzierung nicht feststellen, da leider an dem von mir untersuchten Exemplar der obere Teil des Stammes verletzt war, so daß mir die jüngsten Knospen nicht zur Verfügung standen. Da ich aber in den jungen Seitenästchen regellos unter den Entodermzellen verteilt zahlreiche Kernteilungen fand, die den in der Spermatogenese häufig angetroffenen Bildern sehr ähnlich waren, glaubte ich, daß hier die Differenzierung der Entodermzellen zu Keimzellen vor sich geht, und konnte dies um so mehr, als ich in dem jungen Stiel der Genitaltraube nur sehr selten derartige auffallende Kernteilungen beobachtete. Nach den Befunden von STECHE ist es jetzt allerdings wahrscheinlich, daß auch bei dem von mir untersuchten Exemplar der eigentliche Entstehungsort in der jüngsten Knospe der Genitalanlage zu suchen ist. — Da ich die von STECHE beschriebene Differenzierung des Entoderms des Stammes und der Seitenästchen in zwei Zellarten: eine »einfache Lage dunkler typischer Entodermzellen« und eine darüber liegende Lage mehrschichtiger »heller interstitieller Zellen« auf meinen Präparaten nicht feststellen kann, muß ich diese Verschiedenheit unsrer Befunde in der Anordnung der Entoderm- und Keimzellen vorläufig dahingestellt sein lassen. Richtig ist, daß das Entoderm sowohl des Genitaltasters, wie des bisher sogenannten weiblichen Gonophors, bei *Rhizophysa* einschichtig ist und niemals Keimzellen zeigt.

In der Beschreibung der Vorgänge, die zur Umbildung der an den Seitenästchen entstehenden männlichen Gonophoren zu medusoiden Gebilden führen, läßt die Arbeit von STECHE völlig in Stich. Trotz des außerordentlich reichen und sicherlich gut konservierten Materials ist dem Verfasser der tatsächliche Entwicklungsgang, auf den ja bereits durch die vorläufige Mitteilung von GOETTE (1904) hingewiesen war, entgangen. Er hält vielmehr den bisher hauptsächlich für die Hydromedusen gültigen Entwicklungsverlauf, nach dem durch Einsinken eines ectodermalen Glockenkerns das Entoderm becherförmig eingesenkt wird, und aus dieser so entstandenen primären Entodermlamelle durch stellenweise Verwachsung die Radialkanäle entstehen, auch bei *Rhizophysa* für vorliegend.

Dem entgegen habe ich in meiner Arbeit nachgewiesen, daß eine solche Entwicklung nicht vorkommt. Der Glockenkern hat mit der Entstehung der Radialkanäle nichts zu tun. Diese sind vielmehr zurückzuführen auf gesetzmäßig (meist in der Vierzahl) auftretende Verdickungen des Entoderms (Täniolen) und den von diesen Täniolen eingeschlossenen Magenrinnen. Die Zipfel dieser Magenrinnen wachsen

empor und bilden die von Anfang an voneinander getrennten Radialkanäle. Eine primäre Entodermlamelle kann niemals nachgewiesen werden.

Betreffs der Wanderung der Keimzellen aus dem Entoderm nach ihrer Reifungsstätte gibt STECHE für *Rhizophysa* an, daß die »interstitiellen Zellen in geschlossener Schar in den Glockenkern übertreten«. Einen Beweis für diese Wanderung ist der Verfasser jedoch schuldig geblieben, konnte ihn auch nicht erbringen, da er die in Betracht kommenden Stadien nicht untersuchte. Er sagt selbst, daß dieser Prozeß sehr rasch verläuft, so daß nach dem Exemplar, das erst »einen ganz kleinen Glockenkern zeigt, an der nächst älteren Genitaltraube schon alle interstitiellen Zellen in das Ectoderm übergetreten sind«. — Ich habe des Näheren ausgeführt, wie hier die Entwicklung zum medusoiden Bau sehr vereinfacht ist, daß der Glockenkern gar nicht zur vollen Entwicklung kommt, und die Keimzellen ohne weitere Wanderungen ihre anfängliche Lage im oberen Entoderm der Gonophoren beibehalten. An und für sich lege ich der Frage, ob die Keimzellen tatsächlich in dem ectodermalen Überzug des Manubriums liegen, oder sich nur zwischen das untere Blatt des ectodermalen Glockenkernes und das entodermale Manubrium lagern, keine allzu große Bedeutung bei. Gerade bei *Rhizophysa* erscheint mir aber eine Auswanderung der in so großen Mengen angehäuften Keimzellen in die von Anfang an schwach ausgebildete untere Schicht des Glockenkernes ausgeschlossen. Die STECHEschen Angaben und Zeichnungen können auch keineswegs eine tatsächliche Lage im Ectoderm beweisen.

Sehr interessante Beobachtungen, die endlich eine Aufklärung über den Ort der Entstehung der bisher noch völlig unbekannten weiblichen Keimzellen zu geben scheinen, konnte STECHE an älteren Exemplaren von *Rhizophysa* und *Physalia* machen. Die bisher als männliche Gonophoren angesehenen Bildungen sind nach ihnen nur indifferente Geschlechtsanlagen, in denen sich erst später, und zwar getrennt an verschiedenen Exemplaren, männliche und weibliche Keimzellen entwickeln. — Bei den von mir untersuchten ältesten Exemplaren waren die von STECHE genauer beschriebenen Umbildungen nicht zu beobachten. Meine Präparate zeigten vielmehr durchweg eine stark entwickelte Keimzellenschicht, in der immer zahlreiche Kernteilungen zu beobachten waren. — Die von STECHE angegebene eigentümliche Erscheinung der letzten Stadien der männlichen Keimzellen, nach der sich das Chromatin »halbmondförmig an einer Seite der Kernmembran anlagert«, konnte ich auf allerdings schon viel jüngeren Stadien der

Entwicklung ebenfalls feststellen. Da ich jedoch, wie auch Steche, nicht ganz sicher war, ob es sich nicht um durch die Konservierung hervorgerufene künstliche Bilder handelte, beabsichtigte ich, die ja an sich schon so interessanten Differenzierungs- und Reifeerscheinungen der Keimzellen der Siphonophoren später an eigens für solche Zwecke konserviertem Material eingehender zu untersuchen.

Unsre Untersuchungen über die Entwicklung der Gonophoren von *Physalia* führten zu durchaus verschiedenen Resultaten. Auch hier findet Steche die Entwicklung zum medusoiden Gonophor entsprechend der bei *Rhizophysa*, während ich das selbständige Emporwachsen der Radialkanäle ganz unabhängig vom Glockenkern hier sehr schön nachweisen konnte. Von dem von mir weiterhin eingehend beschriebenen auffälligen Prozeß, infolge dessen durch das frühzeitige und energische Vordringen des Glockenkernes Ecto- und Entodermzellen in das Innere des Stieles, an dem die Gonophoren entstehen, vorgeschoben werden, dort ihre Entwicklung zu Keimzellen durchmachen, um dann wieder in das äußere Gonophor einzudringen, ist bei den von Steche untersuchten Exemplaren scheinbar nur das Anfangsstadium, wo »das Entoderm noch zapfenförmig in den Hohlraum des gemeinsamen Stieles der Genitaltraube vorspringt«, zu beobachten gewesen. Es zeigt sich daher in der ganzen weiteren Entwicklung eine durchgängige Verschiedenheit unsrer Befunde. Selbst der Ursprung der Keimzellen, den ich mit großer Wahrscheinlichkeit ins Ectoderm legen konnte, wird von Steche im Entoderm gefunden.

Ob diese abweichenden Beschreibungen sich dahin erklären lassen, daß Steche eine andre Species als die von mir beschriebene atlantische *Physalia physalis* untersuchte, oder aber, was ich keineswegs für unwahrscheinlich halte, daß hier eine verschiedene Entwicklung der Gonophoren vorliegt, können erst weitere Untersuchungen an möglichst zahlreichen Exemplaren entscheiden. Vorläufig sind betreffs *Physalia* die Befunde von Steche und mir, da ein Versehen in der Beobachtung doch ausgeschlossen ist, nicht in Einklang zu bringen.

In der Frage der Beurteilung der Genitaltrauben und ihrer Anhänge ergeben die Erörterungen von Steche keine neuen Gesichtspunkte.

Auf histologische Fragen endlich bin ich in meiner Arbeit nicht eingegangen. Es ist daher hier nicht der Ort auf einzelne Punkte, in denen ich mit Steche nicht übereinstimme, näher einzugehen. Dasselbe gilt für die von Steche beschriebene, »ins Lumen vorspringende Klappe im Entodermkanal an der Grenze von Stiel und Schirmteil der Meduse« des sogenannten weiblichen Gonophors von *Physalia*. — Die

Frage, welche Bedeutung dem so hoch organisierten sogenannten weiblichen Gonophor jetzt zuzuschreiben ist, da es als Träger der später entstehenden Keimzellen nicht mehr angesehen werden kann, vermag STECHE vorläufig nicht zu beantworten, so daß »an Stelle des alten Problems nur eine Reihe von neuen Fragen getreten ist«. So zwingen denn auch diese Ausführungen zu einer weiteren Beschäftigung mit der so interessanten Gruppe der Rhizophysalien.

Straßburg i/Els., im März 1907.

Literaturverzeichnis.

Es sind hier nur die Bücher angeführt, die in der Arbeit erwähnt wurden; ein ausführliches Verzeichnis über die Literatur der Siphonophoren findet sich bei CHUN, 1897 a.

1862. LOUIS AGASSIZ, Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. 4. Boston.

1871. G. J. ALLMAN, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London.

1891. W. K. BROOKS and E. G. CONKLIN, On the Structure and Development of the Gonophores of a certain Siphonophore belonging to the Order Auronectae, Haeckel. Johns Hopkins University Circulars. Vol. 10. Baltimore.

1756. PATRICK BROWNE, The civil and natural history of Jamaica. London. — 2. Auflage 1789.

1882. C. CHUN, Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren I. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin.

1885. — Über die cyclische Entwicklung der Siphonophoren II. Ibid.

1886. — Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren III. Ibid.

1887. — Zur Morphologie der Siphonophoren. 2. Über die postembryonale Entwicklung von Physalia. Zool. Anzeiger. Bd. X.

1888. — Bericht über eine nach den kanarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin.

1891. — Die kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. I. Abh. SENCKENBERG. Naturf. Ges. Bd. XVI.

1892. — Die kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Ibid. Bd. XVIII.

1896. — Der Polymorphismus der Siphonophoren. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. II. Bd. 2. Abteil. 11.—14. Lief. Leipzig.

1897a. — Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung. Bd. II.

1897b. — Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch.

1898. — Über K. C. SCHNEIDERS System der Siphonophoren. Zool. Anz. Bd. XXI.

1860. C. Claus, Über Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. X.
1863. — Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. Ibid. Bd. XII.
1878. — Über Halistemma tergestinum n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. I.
1829. Delle Chiaje, Memoria sulla Storia nat. di regno de Napoli. Tom. IV.
1829. Fr. Eschscholtz, System der Akalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. Berlin.
1775. P. Forskal, Descriptiones animalium, quae in itinere orientali observavit. Hafniae.
1854. G. Gegenbaur, Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen, Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. V.
1861. — Neue Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren. Nova acta. Bd. XXVII. Jena.
1904. A. Goette, Über die Entwicklung der Hydromedusen. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVII. Nr. 15.
1897. Seitaro Goto, Die Entwicklung der Gonophoren bei Physalia maxima. Abdruck aus dem Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. X.
1888. E. Haeckel, System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXII.
1851. Th. H. Huxley, Über die Sexualorgane der Diphyide und Physophoridae, Übersetzt von W. Peters in Müllers Archiv für Anat. u. Physiol.
1858. — The oceanic Hydrozoa, a description of the Calycophoridae und Physophoridae observed during the voyage of H. M. S. Rattlesnake in the years 1846—1850. Ray Society. London.
1861. W. Keferstein, und E. Ehlers, Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859—60 in Neapel und Messina. Leipzig.
1853a. A. Kölliker, Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Diese Zeitschr. Bd. IV.
1853b. — Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Leipzig.
1884. A. Korotneff, Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V.
1851. R. Leuckart, Über den Bau der Physalien und der Röhrenquallen im Allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. III.
1853. — Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren. Gießen.
1854. — Zur näheren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. Archiv f. Naturgesch. 20. Jahrgang.
1871. P. E. Müller, Jagttagelser over nogle Siphonophorer. Kopenhagen.
1823. A. N. Otto, Beschreibung einiger neuer Mollusken und Zoophyten. Nova acta Acad. Caes. Leopoldinae Carol. Bd. XI. pars 2. Bonn.
1827. Quoy et Gaimard, Observations Zoologiques. Annales des Sciences Nat. Tom. X.
1898. Theodor Schaeppi, Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXII.
1896. K. C. Schneider, Mitteilungen über Siphonophoren. II. Grundriß der Organisation der Siphonophoren. Zool. Jahrb. Bd. IX.

1898. K. C. SCHNEIDER, Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. Zool. Anz. Bd. XXI.
1873. FRANZ EILHARD SCHULZE, Über den Bau von *Syncoryne Sarsii.* Leipzig.
1851. C. VOGT, Über die Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. III.
1854. — Recherches sur quelques animaux inférieurs de la Méditerranée. I. Les Siphonophores de la mer de Nice. Mém. Inst. Nation. Genevois. Bd. I.
1883. A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena.
1890. H. E. ZIEGLER, Über den Bau und die Entwicklung der Siphonophoren. Humboldt, Monatsschrift f. Naturwissensch. 9. Jahrgang.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

blst., Blastostyl;
c.ol., Ölbehälter;
ect., Ectoderm;
eiz., Eizelle;
ent., Entoderm;
ga., Gallertschicht;
Gl.H., Glockenhöhle;
Gl.K., Glockenkern;
Glw., Glockenwand;
Gon., Gonophor;
G.T., Genitaltaster;
Kn.Schw.Z., Knospungsstätte der Schwimmzone;
Kn.N.Z., Knospungsstätte der Nährzone.
K.Z., Keimzone;
L., Lumen.
L.H., Leibeshöhle (Magen);
Mn., Manubrium;
n., Nesselzellen;
rad., Radialkanal;
Sp., Spadix;
St.Kn., Stammknospe;
ve., Velum.

Tafel XXVII.

Fig. 1—13. *Rhizophysa filiformis.*
Fig. 14—18. *Physalia physalis.*

Fig. 1. *Rhizophysa.* Zwei Querschnitte einer Serie durch eine ganz junge weibliche Gonophorenknospe. Im Schnitt *a* ist das Lumen (*L.*) der Knospe noch völlig kreisrund, in dem höher gelegenen Schnitt *b* deutlich vierzipflig. 252×.

Fig. 2. Längsschnitt einer etwas älteren Gonophorenknospe. Aus der Magenhöhle (*L.H.*) erhebt sich nur auf der rechten Seite ein Radialschlauch (*rad.*). Der Glockenkern (*Gl.K.*) hat sich im Ectoderm eben angelegt. 252×.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein noch älteres Stadium. Der Radialschlauch (*rad.*) ist rechts bedeutend emporgewachsen, während er auf der linken Seite nicht zu sehen ist. Der Glockenkern hat sich ins Innere eingesenkt und zeigt deutlich die Anlage der Glockenhöhle (*Gl.H.*). 252×.

Fig. 4. Querschnitt eines weiblichen Gonophors von demselben Alter. Der Schnitt ist etwas schräg getroffen, so daß nur der untere und der linke Kanal (*rad.*) zu sehen sind. Der Glockenkern ist deutlich vierzipflig und steht zwischen den Kanälen mit dem Ectoderm in Verbindung. 252×.

Fig. 5. Querschnitt eines älteren, weiblichen Gonophors. Der Glockenkern

(*Gl.K.*) hat sich vom Ectoderm zurückgezogen und die Radialschläuche sind miteinander zur Bildung der Umbrellarplatte verwachsen. 252×.

Fig. 6. Querschnitt durch ein weibliches Gonophor, etwas älter wie in Fig. 5. Man erkennt die im Entoderm auftretenden Spalträume**, die zur Bildung des Ringkanals führen. Der Glockenkern beginnt sich abzurunden. 252×.

Fig. 7. Ältestes von mir untersuchtes weibliches Gonophor, Längsschnitt. Der medusoide Bau ist im wesentlichen erreicht, die Glockenhöhle (*Gl.H.*) hat sich bedeutend ausgeweitet, so daß der Glockenkern nur als dünnes Epithel dem Entoderm dicht anliegt (Subumbrella). 84×.

Fig. 8. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte einer Serie durch eine jüngste männliche Gonophorenknospe. Im Schnitt *a* zeigt sich das Lumen (*L.*) der Knospe noch vierzipflig, im folgenden Schnitt *b* ist der linke Zipfel, im Schnitt *c* auch der rechte verschwunden, so daß nur ein zweizipfliges, d. h. schlitzförmiges Lumen bleibt. 232×.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein ungefähr gleich altes Stadium. Der Glockenkern (*Gl.K.*) entsteht durch eine Vermehrung und radiäre Anordnung der tiefer liegenden Ectodermzellen am Scheitel der Knospe. 232×.

Fig. 10. Längsschnitt eines älteren, männlichen Gonophors. Der Radialkanal (*rad.*) der linken Seite zieht in starker Krümmung nach oben, während auf der rechten Seite nur das ununterbrochene Entoderm sichtbar ist. Der Glockenkern ist erst zur Hälfte ins Innere vorgedrungen. 232×.

Fig. 11. Einige Querschnitte einer Serie eines etwas älteren Gonophors. Schnitt *a* zeigt die Abspaltung der Radialkanäle (*rad.*) von der Magenhöhle (*L.H.*), die eben noch im Anschnitt zu sehen ist. Im Schnitt *b* sieht man allein die beiden Radialkanäle innerhalb der starken Entodermschicht. In dem durch das obere Ende des Gonophors geführten Schnitt *c* erscheint der Glockenkern (*Gl.K.*) mit der schon weiten Glockenhöhle (*Gl.H.*), oben und unten an das Ectoderm anstoßend, und so die beiden Kanäle voneinander trennend. 232×.

Fig. 12. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der linke Kanal ist in seiner ganzen Länge sichtbar, der rechte (*rad*). nur im oberen Ende angeschnitten. Der Glockenkern, der oben noch mit dem Ectoderm (*ect.'*) in Verbindung steht, hat sich bereits in ein dünnes Epithel ausgezogen, das teils dem Entoderm der Radialschläuche anliegt (*ect.''*), teils wie eine Calotte der Entodermkuppe (*E.K.*) aufsitzt (*ect.'''*). Die Glockenhöhle zeigt sich nur als schmaler Spalt. 232×.

Fig. 13. Querschnitt eines noch älteren männlichen Gonophors. Man erkennt deutlich die beiden Radialkanäle. Der Glockenkern hat sich zu einem ganz feinen Epithel (*ect.''*) ausgezogen. 232×.

Fig. 14. *Physalia.* Längsschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Von den Kanälen ist der linke nur im Anschnitt, der rechte (*rad.*) gerade in seiner oberen Lichtung getroffen. Der Glockenkern, dessen Hauptmasse noch außen im Ectoderm liegt, dringt gerade ins Innere zwischen die Kanäle vor. Die Leibeshöhle ist auf diesem Schnitt nicht sichtbar. 252×.

Fig. 15. Querschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Die vier Radialkanäle stoßen so dicht aneinander mit ihren Breitseiten, daß der Glockenkern hier nicht vierzipflich, sondern rund erscheint. 252×.

Fig. 16. Querschnitt durch ein gleich altes, aber beim Einbetten geschrumpf-



tes Gonophor. Der Schnitt zeigt, daß hier keine zusammenhängende Entodermlamelle vorliegt, sondern vier getrennte Radialschläuche. 252×.

Fig. 17. Ältestes von mir untersuchtes weibliches Gonophor; aus zwei Schnitten kombinierter Längsschnitt. Zwischen Ectoderm und Entoderm hat sich eine starke Gallertschicht (*ga.*) entwickelt. Die Glockenhöhle ist gut entwickelt, die Erhebung eines Spadix (*Sp.*) wurde jedoch nur an diesem Gonophor beobachtet. Das Velum (*ve.*) bildet sich stets als ringförmige Falte der beiden Ectodermschichten. 74×.

Fig. 18. Längsschnitt einer ganz jungen männlichen Gonophorenknospe. Das Entoderm (*ent.*) zeigt unregelmäßige Spalträume (*S.*). Die Gallertschicht (*ga.*) zwischen Ecto- und Entoderm ist schon gut ausgebildet. 252×.

Tafel XXVIII.

Fig. 19—26. *Physalia physalis.*
Fig. 27—34. *Hippopodius hippopus.*

Fig. 19. Querschnitt eines älteren männlichen Gonophors. Der Glockenkern (*Gl.K.*) zeigt gut die den hier nur in der Zweizahl auftretenden Radialschläuchen angepaßte längliche Gestalt. 252×.

Fig. 20. Längsschnitt eines etwas älteren Gonophors, wie das vorhergehende. Der Glockenkern breitet sich nach unten zu zapfenförmig aus, und drängt bei seinem Wachstum nach innen das Entoderm (*entod.*) immer mehr in die Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) zurück. 252×.

Fig. 21. Querschnitt ungefähr in der Höhe *A—B* der Fig. 20. Der Stamm, an dem das Gonophor sitzt, ist in seinen drei Schichten: Ectoderm (*ect.*), Gallertschicht (*ga.*) und Entoderm (*ent.*) längs getroffen. In seiner Leibeshöhle liegt das nach innen gedrängte Entoderm (*entod.*) des Gonophors. 252×.

Fig. 22. Aus zwei Schnitten kombinierter Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der in der äußeren Ausbuchtung des Gonophors liegende Teil des früheren Glockenkerns zieht sich zu einem dünnen Epithel, der späteren Subumbrella (*ect.''*) aus, während die in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegenden Ectodermzellen (*ectod.*) sich stark vermehren. 252×.

Fig. 23. Querschnitt durch den in der Leibeshöhle des Stammes liegenden Teil eines gleich alten männlichen Gonophors, entsprechend der Fig. 21 des jüngeren Gonophors. Entoderm, Gallertschicht und Ectoderm wie in Fig. 21. Die in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegende Zellenmasse (*ectod.*) besteht hier jedoch aus Ectodermzellen, und wird von einem in diesem Schnitt einschichtigen Entodermepithel (*entod.*) umgeben. 252×.

Fig. 24. Längsschnitt eines beträchtlich älteren männlichen Gonophors. Das in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegende Entoderm (*entod.*) ist zu einem einschichtigen, aber starken Epithel geworden, dem späteren Spadix. Die von dem Glockenkern abstammenden und in den Stamm vorgerückten Ectodermzellen (*ectod.*) haben sich zu in mehreren Schichten übereinander liegenden Spermazellen differenziert. Der Boden des im Inneren liegenden Entoderms (vgl. Textfig. 11. *entod.*) hat sich emporgehoben (*Sp.*) und stülpt so, indem er immer weiter nach oben bez. nach außen vordringt (in der Fig. dringt er eben in das äußere Gonophor ein), schließlich das gesamte Entoderm und mit ihm die von diesem eingeschlossene Keimschicht (*ectod.*) wieder in die Glockenhöhle (*Gl.H.*) des äußeren Gonophors vor. 168×.

Fig. 25. Querschnitt eines etwas älteren Gonophors. Die Keimzellen (*Spl.*) liegen nur einschichtig dem stark entwickelten Spadix (*Sp.*) an. Die drei Schichten des Glockenmantels: *ect.*, *ent.*, *ect''* erscheinen nur als dünne Epithelien, sind aber hier noch gut erkennbar. 168×.

Fig. 26. Längsschnitt eines fast entwickelten, aber noch nicht reifen männlichen Gonophors. Die Keimzellen (*Spl.*) liegen in einer dicken Schicht dem Spadix (*Sp.*) an. Die Schichten der Glockenwand sind nur an einer Stelle* nachweisbar. 84×.

Fig. 27. *Hippopodius.* Oberer Teil einer Kolonie von *Hippopodius*, die älteren Schwimmglocken sind abpräpariert. S_1 S_2, junge Ersatzschwimmglocken. S_3, S_4 Ansatzstellen der entfernten Schwimmglocken mit den entsprechenden Ölbehältern (*c.ol.*). *Kn.Schw.Z.*, Knospungsstätte der Schwimmzone, das Vorderende des Stammes. Von hier aus setzt sich der stark spiralig gedrehte Haupt-Schwimmstamm (*H.Schw.St.*) nach unten fort. Unterhalb der Ansatzstelle der vierten Schwimmglocke (S_4) geht der Hauptteil des Schwimmstammes direkt in den Nährstamm (*N.St.*) über, ein andrer Teil zweigt sich ab, und bildet den freien Teil der Schwimmsäule (*Schw.St.*), die sich um den Nährstamm windet. Unterhalb der Übergangsstelle von Hauptschwimmstamm zum Nährstamm findet sich die Stammknospe (*St.Kn.*), von der sich die Gonophoren (×) mit den entsprechenden Nährpolypen (*M.St.*) abschnüren, um dann, in einer spiralen Drehung über den Stamm sich erhebend, unterhalb der Stammknospe diesen wieder zu erreichen und an ihm herabzurücken. 22×.

Fig. 28—34. Verschiedene Stadien der Eibildung von *Hippopodius.*

Tafel XXIX.

Hippopodius hippopus.

Fig. 35. Ein aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten rekonstruierter Querschnitt durch die Knospungsstätte der Nährzone (*Kn.N.Z.* der Fig. 27). Der Stamm der Kolonie (*St.*), sowie die Stammknospe (*St.Kn.*) sind quer getroffen. Die sich von der Stammknospe abschnürenden Gonophoren (*Gon.*) mit ihren Polypen (*Mg.St.*) in den verschiedenen Altersstufen sind längs getroffen. *Eiz.*, Eizellen. 232×.

Fig. 36. Längsschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Der Glockenkern (*Gl.K.*) zeigt sich als eine nach außen gerichtete Verdickung der basalen Schicht des Ectoderms. Die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) ist gegen den Rand etwas aufwärts gekrümmt, diese Krümmung bildet die Wurzel der Radialschläuche. 232×.

Fig. 37. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der Glockenkern hat sich eingesenkt, auf der linken Seite erkennt man deutlich den einen Kanal (*rad.*), während rechts das seitliche Entoderm der Knospe ununterbrochen in die Spadixplatte übergeht. Auf dieser Brücke (Interradium) wandert eben das hier nur im Anschnitt getroffene Ei *a* in die Spadixplatte (*Sp. Pl.*) über. Auf dem Schnitt ist gleichzeitig eine junge männliche Gonophorenknospe (♂ *Gon.*), sowie das untere Ende des Nährpolypen, der sogenannte Magenstiel (*Mg.St.*) längs getroffen. 232×.

Fig. 38. Längsschnitt eines noch älteren weiblichen Gonophors. Auf der rechten Seite sieht man wiederum die Stelle eines Interradium, an der die Eier (*eiz.*) in die Spadixplatte vordringen können. Zwei Eier, das rechte nur im Anschnitt, liegen noch in der Spadixplatte (*Sp.Pl.*), zwei sind bereits in die Glockenhöhle

(*Gl.H.*) vorgedrungen. Von den Kanälen ist nur rechts einer in seinem oberen Ende angeschnitten (*rad.*). Die Leibeshöhle (*L.H.*) erscheint nur als schmaler Spalt, da der Schnitt schräg getroffen ist, so daß ihre Verbindung mit der Leibeshöhle des Stammes nicht sichtbar ist, und das Gonophor unten geschlossen erscheint. 232 ×.

Fig. 39. Längsschnitt eines etwas jüngeren Gonophors, wie das der Fig. 38. Der Schnitt zeigt die Einbuchtung des Bodens des Glockenkerns durch das einzige bisher in die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) eingewanderte Ei. 252 ×.

Fig. 40. Längsschnitt eines Gonophors von mittlerem Alter. Die Eizellen (*eiz.*) haben sich in eine Schicht geordnet, während gleichzeitig der Glockenkern nach abwärts gewachsen, und nur noch schwer als feines Epithel (*ect.'''*) nachweisbar ist. Das Entoderm hat sich zum soliden Spadix (*Sp.*) entwickelt. 176 ×.

Fig. 41. Querschnitt eines etwas älteren weiblichen Gonophors. Die drei Schichten der Glockenwand (*ect'.*, *ent.*, *ect''.*) sind nur als ganz dünne Epithelien nachweisbar, dagegen sind die Radialkanäle (*rad.*) gut zu sehen. 252 ×.

Fig. 42. Oberes Ende eines noch älteren weiblichen Gonophors. Der Spadix (*Sp.*) beginnt die Eizellen zu umwachsen. Der Glockenmantel ist oben eingerissen, die drei Schichten desselben sind hier gut erkennbar. 232 ×.

Fig. 43. Ein aus zwei Schnitten kombinierter Längsschnitt eines fast ausgewachsenen weiblichen Gonophors. Die Eizellen sind fast ganz vom Entoderm (*Sp.*) umgeben. Der Glockenmantel (*Gl.M.*) hat sich völlig über das Gonophor zurückgezogen und kranzförmig um den Stiel gefaltet. 84 ×.

Fig. 44. Querschnitt in der Höhe *A—B* der Fig. 43. Die drei Schichten der Glockenwand, sowie die vier Radialkanäle sind aufs deutlichste zu sehen. 84 ×.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine ganz junge männliche Gonophorenknospe (*Gon.* 2) und ein älteres männliches Gonophor (*Gon.* 1). In dem jüngeren Gonophor füllt das Entoderm das Innere völlig aus, in dem älteren haben sich die Entodermzellen in der Mitte des Gonophors gürtelförmig an der Seitenwand angehäuft (*K.Z.*), während sie sich an der Spitze direkt unter dem Ectoderm zu einer einzelligen Schicht, der Spadixplatte (*Sp.Pl.*) anordnen. 232 ×.

Fig. 46. Längsschnitt eines etwas älteren Gonophors. Auf der linken Seite ist gerade ein Kanal angeschnitten, während rechts die Stelle eines Interradiums getroffen ist, in dem die Keimzellen zwischen die entodermale Spadixplatte (*Sp.Pl.*) und den ectodermalen Boden der Glockenhöhle (*Gl.H.*) einwandern. 232 ×.

Fig. 47. Längsschnitt eines noch älteren männlichen Gonophors. Die Keimzellen sind fast alle aus den Seitenwänden des Gonophors in die Glockenhöhle eingewandert. Der Boden der Höhle war in diesen Stadien nicht mehr nachweisbar. 232 ×.

Fig. 48. Längsschnitt des ältesten mir zugänglichen männlichen Gonophors; aus zwei Schnitten kombiniert. Die Glockenwand hat sich völlig über das prall mit Spermatoblasten angefüllte Manubrium zurückgezogen. 84 ×.

Die Form und Struktur der Schuppentierspermien.

Von

E. Ballowitz
in Münster i. W.

Mit Tafel XXX.

Die Spermien der Edentaten waren bis vor kurzem völlig unbekannt geblieben. Erst jüngst haben G. Retzius[1] und ich[2] die Samenkörper der Gürteltiere (*Dasypus villosus* Desm.) beschrieben. Wie G. Retzius und ich fanden, weichen Form und Bau der Samenkörper dieser Edentatengruppe nicht wesentlich von dem Spermientypus der meisten, insbesondere der höheren Mammalien ab.

Der Kopf ähnelt in seiner Form derjenigen vieler Mammalien und zeichnet sich nur durch seine bedeutende Größe und sehr starke Abplattung aus.

Es bietet nun ein besonderes Interesse, die Samenkörper der übrigen, in ihrem Bau so differenten Gruppen der Edentatenordnung kennen zu lernen.

Ich hatte das Glück, die frischen Spermien eines Schuppentieres (*Manis longicaudata* Shaw) untersuchen zu können. Das ausgewachsene, prächtig erhaltene Tier war von der Westküste Afrikas in gefrorenem Zustande importiert worden und mehrere Monate im Gefrierraum aufbewahrt gewesen. Ich erhielt es in steinhart gefrorenem Zustande. Nachdem es vorsichtig aufgetaut war, stellte es sich heraus, daß alle Organe ganz vorzüglich frisch erhalten waren, von Fäulnis war nirgends eine Spur. Jedenfalls war es frisch erlegt in den Gefrierraum gebracht worden. Es war ein Männchen, dessen große, weißliche Hoden außerhalb der Bauchhöhle lagen. Ohne

[1] G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. XIII. 1906.

[2] E. Ballowitz, Über Syzygie der Spermien bei den Gürteltieren, ein Beitrag zur Kenntnis der Edentaten-Spermien. Anat. Anz. Bd. XXIX. Nr. 13 u. 14. 1906.

Zweifel hatte es sich bei der Tötung in brünstigem Zustande befunden, denn der Nebenhoden enthielt zahlreiche entwickelte Samenkörper. Daß diese letzteren bei der nach dem Auftauen sofort in physiologischer Kochsalzlösung vorgenommenen Untersuchung keine Bewegung mehr zeigten, kann nach der langen Dauer des Gefrorenseins nicht befremden.

Ich fertigte nun eine Anzahl von Präparaten an, indem ich Stücke der Nebenhoden in physiologischer Kochsalzlösung zerzupfte und ausdrückte. Die verdünnte, zerteilte Spermamasse, die auch mit Zellen durchsetzt war, fixierte ich durch Osmiumsäuredämpfe, färbte sie mit Gentianaviolett und untersuchte in Wasser oder in zugesetzter Kaliaceticumlösung. Die Untersuchung wurde mit der Zeissschen homogenen Immersion Apochromat 1,5 Apert. 1,30 und 2,0 Apert. 1,40, Kompensations-Ocular Nr. 12 ausgeführt. Die Zeichnungen der Tafel sind in einer Vergrößerung hergestellt, die etwa doppelt so groß ist, als die Figuren der Tafeln meiner früheren Arbeit über die Struktur der Säugetierspermien[1].

Schon bei Untersuchung mit schwachen Systemen fällt sofort die vom Spermientypus der meisten andern Mammalien ganz abweichende Kopfform auf. Der Kopf ist nämlich langgestreckt, schmal und cylindrisch, vielleicht ganz wenig abgeplattet. Während sein hinteres Ende quer abgestutzt ist, verschmälert er sich im vorderen Teile, um mit einer kleinen Spitze aufzuhören. Die vordere Verschmälerung kann aber auch nur gering sein, so daß das vordere Ende mehr abgerundet erscheint und die Spitze ganz minimal wird oder ganz schwindet. Das letztere ist der Fall bei den kleineren Köpfen, die vorn abgerundet ohne Spitze endigen.

Die Länge des Kopfes variiert nämlich und beträgt gewöhnlich 0,0072—0,009 mm; seltener wurde sie etwas größer, bis 0,0108 mm, gefunden, häufiger dagegen kleiner, 0,0054—0,0063 mm, bisweilen sogar noch ein wenig kleiner.

Aber auch die Form des Kopfes ist Schwankungen unterworfen. Fig. 1—5 zeigen die gewöhnlichen Kopfformen, welche bei weitem vorherrschen. Diese schmalen, länglichen Köpfe sind nicht selten ein wenig nach der einen Seite umgebogen (Fig. 4 u. 5). In den Fig. 8—11 erscheinen die Köpfe etwas gequollen und in ihrer Struktur schon ein wenig verändert. An den etwas kürzeren Köpfen

---

[1] E. Ballowitz, Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.

Fig. 6 u. 7) ist das vordere Ende, wie oben schon erwähnt, mehr abgerundet.

Auffallende Abweichungen von diesen gewöhnlichen Kopfformen wurden nun von mir des öftern beobachtet, wenn auch im Vergleich mit der Zahl der andern im allgemeinen recht selten. In den Fig. 16—18 habe ich solche abweichenden Kopfformen dargestellt. In Fig. 17 ist der Kopf kurz, breiter als gewöhnlich und fast dreieckig. In Fig. 18 erscheint er eigentümlich beilförmig. Das Spermium der Fig. 16 besitzt einen abgeplatteten, kurzen, breiten, vorn abgerundeten Kopf, welcher an die typische Kopfform der meisten Säugerspermien erinnert. Sein hinterer Rand ist ausgeschweift und besitzt eine besonders vorspringende, fast hakenartige Ecke; auch an den normal geformten, langen Köpfen habe ich einige Male eine solche vorspringende Ecke gesehen. Die Kopfformen der Fig. 16 und 18 beobachtete ich übrigens nur ein einziges Mal.

Hinsichtlich der Struktur ist zunächst auf die kurze Spitze der länglichen Köpfe aufmerksam zu machen. Ich sah nämlich, daß sie an diesen meist als dunkles, kleines, fast punktartiges Stück auftrat, das sich aber nicht scharf von dem übrigen Hauptteil des Kopfes abgrenzte (vgl. Fig. 1—3 u. 8—10). Auch gelang es mir nicht, diese Spitze durch Färbung besonders zu differenzieren. Ich kann daher nicht mit Bestimmtheit behaupten, daß hier ein wirkliches »Spitzenstück«, wie ich es an den Spermienköpfen niederer Vertebraten und besonders von Wirbellosen beschrieben habe, vorhanden ist. Vielmehr scheint die Anlage eines solchen nur erst angebahnt oder dasselbe rückgebildet zu sein. Dazu kommt, daß diese punktartige Spitze den kurzen Köpfen mit abgerundetem Vorderende (Fig. 6 u. 7) und den unregelmäßigen Köpfen (Fig. 16—18) fehlte.

Das Innere des Kopfes scheint nun eine besondere Struktur zu besitzen. An den langen schmalen Köpfen machte sich häufig eine undeutliche wolkige Querbänderung bemerkbar (Fig. 1 u. 2). Nicht selten sah es aus, als ob sich im Inneren des Kopfes zahlreiche kleine hellere Vacuolen befänden, die zwischen einem dunkleren Gerüst lagen, welches letztere auch ein körniges Aussehen annehmen konnte (Fig. 3). Deutlicher wurde diese Struktur an etwas gequollenen oder in Zerfall begriffenen Köpfen, wie sie in diesem Sperma des lange in gefrorenem Zustande aufbewahrten Tieres häufig waren (Fig. 10), besonders wenn nach Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe mit Gentianaviolett tingiert war (Fig. 8, 9 u. 11). Alsdann wurde im Kopfe ein Gerüstwerk mit hellen Lücken dazwischen sichtbar. In dem

Gerüst erschienen Körnchen (Fig. 9) und Verdickungen, welche sich oft zu Streifen und Bändern zusammenlagerten. Dadurch entstand eine Quer- und Schrägstreifung, welcher eine spiralige Anordnung der Masse zugrunde zu liegen schien (Fig. 8, 9 u. 11). Diese Struktur war jedenfalls auch die eigentliche Ursache der zarten Zeichnungen, welche für die Fig. 1—3 oben beschrieben wurden.

Während sich das Hauptinteresse bei diesen Schuppentierspermien auf den abweichend geformten Kopf konzentriert, bietet ihre Geißel weniger Bemerkenswertes.

An ihr konnte ich ein Halsstück (*H*), Verbindungsstück (*V*) und Hauptstück (*Hst* der Figuren) unterscheiden (vgl. Fig. 1, 2 und 11).

Das Halsstück (*H* der Figuren) ist sehr deutlich und grenzt den Hinterrand des Kopfes von dem Vorderrand des Verbindungsstückes scharf ab. Bei genauer Einstellung sieht man schon am intakten Spermium im Halsstück zwei Fäden, welche vom Kopf zur Achse des Verbindungsstückes hinziehen. Deutlicher werden die Fäden, wenn der Kopf sich von der Geißel abgelöst hat, wie es des öftern beobachtet wurde (Fig. 12—15). Alsdann erscheinen auch die Centralkörperchen (Endknöpfchen des Achsenfadens, *Ek* der Figuren), von denen je eines je einem Faden entspricht und dem freien Ende des Fadens aufsitzt (Fig. 13 u. 14). Außer diesen beiden Knöpfchen fand ich häufig zwischen beiden noch ein drittes, welches beide miteinander verband (Fig. 12 u. 15). An den gequollenen Köpfen (Fig. 11) waren meist die beiden Centralkörperchen am Hinterrande des Kopfes schon in situ wahrnehmbar (*Ek* der Fig. 11). Sonst erschien der Hinterrand des Kopfes etwas intensiver gefärbt.

Wie ich schon früher an den Spermien von *Rhinolophus* und dem Dachs beobachtete, sah ich auch hier bisweilen dicht hinter den vorderen Centralkörperchen an dem Halsstück des Achsenfadens zwei kleinere körnchenartige Pünktchen (Fig. 14).

Von dem Verbindungsstück ist zunächst hervorzuheben, daß die Länge desselben auffällig variirte; sie schwankte zwischen 0,0117 —0,0162 mm.

Sodann zeigt das Verbindungsstück das Bild einer dichten Querstreifung mit eingekerbten Rändern. Es ist mir nun des öftern gelungen, die Querstreifen optisch miteinander in Verbindung zu bringen, so daß daraus eine Spiralzeichnung wurde. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß die den Achsenfaden umgebende Hülle aus einem in engen Windungen den Achsenfaden umgebenden Spiralfaden und geringer die Windungen miteinander verbindender Zwischen-

substanz besteht (vgl. Fig. 4, 12 u. 16). Einigemale sah ich an solchen Spermien, welche einige Zeit unter dem Deckglase in Wasser gelegen und sich der Glasfläche dicht angelagert hatten, daß die Substanz der Hülle des Verbindungsstückes sich zu beiden Seiten des Achsenfadens abgelöst hatte und in Querstücke zerfallen war; dabei wurde der das Verbindungsstück durchsetzende Achsenfaden sehr deutlich.

Der letztere konnte auch dadurch sichtbar werden, daß aus der Hüllsubstanz des Verbindungsstückes ein Abschnitt herausbrach (vgl. Fig. 8). Bisweilen war auch der Achsenfaden in ganzer oder fast ganzer Ausdehnung entblößt, wie z. B. in Fig. 10, wo der vordere Abschnitt des Verbindungsstückes sich abnorm verhält und das ganze Halsstück einnimmt.

Die hintere Begrenzung des Verbindungsstückes erscheint eine Spur dunkler. Hier traf ich auch einmal in der Nähe des hinteren Randes des Verbindungsstückes an dem isolierten Achsenfaden eine kleine, dunkel gefärbte, körnchenartige Querscheibe, welche mich an einen ähnlichen Befund bei einigen Reptilien und zwar *Lacerta*, *Testudo*[1] erinnerte.

Das Hauptstück, über welches ich wenig auszusagen habe, ist sehr dünn und etwa 0,045—0,054 mm lang. Ein deutlich abgesetztes Endstück habe ich nicht gesehen, ich habe aber auch nicht besonders daraufhin untersucht, so daß möglicherweise ein solches doch vorhanden ist.

Aus den obigen Befunden ist die sehr beachtenswerte Tatsache hervorzuheben, daß die Spermien von *Manis* besonders durch die abweichende Form und Struktur ihres Kopfes sich wesentlich von der typischen Spermienform der meisten Mammalien unterscheiden und Spermienformen der Sauropsiden ähnlich sind. Insbesondere erinnert die langgestreckte, schmale Kopfform und die innere Zusammensetzung des Kopfes an die Samenkörper vieler Reptilien, z. B. der Saurier und Chelonier und unter den Vögeln an diejenigen der Gallinacei und Longipennes, wenn auch bei *Manis* das Spitzenstück noch nicht ausgebildet und langgestreckt ist, vielmehr höchstens erst angedeutet erscheint.

Diese Feststellung gewinnt dadurch noch ein besonderes Interesse, als auch sonst in dem gröberen Bau der Manidae von manchen Autoren auf »Reptilienähnlichkeiten« hingewiesen ist[2].

---

[1] Vgl. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III. Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. Taf. XII, Fig. 89—91.

[2] Vgl. Max Weber, Die Säugetiere. Jena 1904. S. 420.

Nur noch bei einem Säugetier und zwar bei *Echidna hystrix* ist kürzlich durch G. RETZIUS[1] eine Spermienform aufgefunden worden, welche sich mit der von *Manis longicaudata* oben beschriebenen vergleichen ließe. Wie der genannte Autor beschreibt und abbildet, ist der Kopf hier lang, schmal und cylindrisch, sich von hinten nach vorn allmählich verschmälernd. An seinem vorderen Ende sitzt ein ziemlich langes, schmales, fein zugespitztes Spitzenstück, welches sich dunkel färbt und gegen den eigentlichen Kopf scharf abgesetzt ist. Durch den Besitz dieses wohlausgebildeten schmalen Spitzenstückes gleichen die Samenkörper der *Echidna*, noch mehr als diejenigen von *Manis*, den Spermienformen der Sauropsiden, insbesondere der Reptilien, eine Ähnlichkeit, auf die G. RETZIUS selbst in seiner zitierten Mitteilung aber nicht hingewiesen hat.

Münster i. W., im Oktober 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Die sämtlichen Figuren stammen von *Manis longicaudata* Shaw und sind etwa doppelt so groß gezeichnet wie in meiner früheren Abhandlung über die Spermatozoen der Säugetiere (vgl. E. BALLOWITZ, Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen, diese Zeitschr., Bd. LII, 1891).

Fig. 1, 2 und 11 stellen ganze Spermien dar, die übrigen Figuren nur deren vorderen Teil; an letzteren ist bei * die Fortsetzung der Geißel zu denken. *K*, Kopf; *H*, Halsstück; *V*, Verbindungsstück; *Hst*, Hauptstück der Geißel; *Ek*, Centralkörper (Endknöpfchen am vorderen Ende des Achsenfadens). In Fig. 8 ist ein kleines Stück der Hülle des Verbindungsstückes herausgebröckelt, so daß der Achsenfaden an dieser Stelle isoliert ist.

In den Fig. 8—11 sind die Köpfe ein wenig gequollen und im Zerfall begriffen. Fig. 10 zeigt den Achsenfaden im größten Teil des Verbindungsstückes entblößt.

In den Fig. 12—15 ist der Kopf von der Geißel abgefallen, so daß die Centralkörpermasse am vorderen Ende des Halsstückes des Achsenfadens deutlich ist.

Fig. 16—18 zeigen abweichend geformte Spermienköpfe.

---

[1] G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. XIII. 1906. S. 75 und Taf. XXIX, Fig. 1 u. 2.

Das Männchen von Lacinularia socialis Ehrbg.

Von

Clara Hamburger
(Heidelberg).

Mit Tafel XXXI und 3 Figuren im Text.

Im Sommer 1904 fand ich im Neckar bei Heidelberg an einer, mir durch Herrn Prof. SCHUBERG bekannt gewordenen, Stelle reichliches Material von *Lacinularia socialis*; zunächst nur Weibchen. Von Anfang bis Mitte August traten jedoch auch Männchen in größerer Zahl auf, so daß es mir möglich war, sie eingehender zu studieren.

Es schien mir dies wünschenswert, weil die feinere Anatomie der männlichen Rädertiere nie mit den Mitteln der modernen Technik untersucht worden ist, und ich beim Studium der Literatur sehr bald bemerkte, daß auch die gröbere Anatomie, speziell die der Männchen von *Lacinularia*, nur lückenhaft bekannt ist, und die Befunde der früheren Autoren in mancherlei Punkten nicht mit den meinigen übereinstimmen.

HUDSON hat die *Lacinularia*-Männchen im Jahre 1874 entdeckt, kurz beschrieben und sehr mangelhaft abgebildet; 1885 berichtigte PLATE einige seiner Angaben und fügte eigne Beobachtungen hinzu, gab aber keine Abbildungen und ließ viele Fragen offen. Er sagt selbst im allgemeinen Teile seiner Arbeit: »Über die meisten Männchen wissen wir freilich noch sehr wenig« und zählt zu diesen mit Recht auch die von *Lacinularia*.

Unsre Kenntnis der Spermatozoen der Rotatorien wurde seit den Arbeiten von LEYDIG (51 u. 55), und F. COHN (56 u. 63), die beide nur lebendes Material studierten und im wesentlichen die äußere Bildung der Spermien berücksichtigten, sehr unerheblich bereichert. Über die Spermatogenese ist nichts bekannt. Leider blieben auch meine Untersuchungen bezüglich der Spermatogenese recht lückenhaft, was zum

Teil an der Schwierigkeit der Materialbeschaffung, zum Teil an der Kleinheit des Objekts liegt. Ich habe mich trotzdem zur Veröffentlichung meiner Studien entschlossen, da ich glaube, daß sie bei der Untersuchung verwandter Formen mit größeren Zellelementen vielleicht von Nutzen sein können, und so immerhin zur Förderung unsrer Kenntnisse über Bau und Entstehung dieser von den typischen sehr abweichenden Spermatozoenformen beitragen können.

Wie bekannt leben die weiblichen *Lacinularia socialis* in Gesellschaften vereint. Die aus dem Ei schlüpfenden Jungen schwimmen zunächst frei umher, setzen sich aber sehr bald mit ihrem bewimperten Hinterende fest, vorzugsweise an im Wasser flottierenden Pflanzen, und vereinigen sich so zu kugeligen Gesellschaften, die schon mit unbewaffnetem Auge leicht sichtbar sind. An ihrem hinteren Ende scheiden die Weibchen eine farblose Gallerte aus, in die sie sich zurückziehen können, und in die sie auch die unbefruchteten weiblichen und männlichen Sommereier ablegen.

Von Anfang bis Mitte August, d. h. etwa 8—10 Tage lang, fand ich bei Untersuchung dieser Gesellschaften, zwischen den Weibchen herumschwimmend, die sehr viel kleineren Männchen, zuerst in geringerer, dann in größerer Zahl.

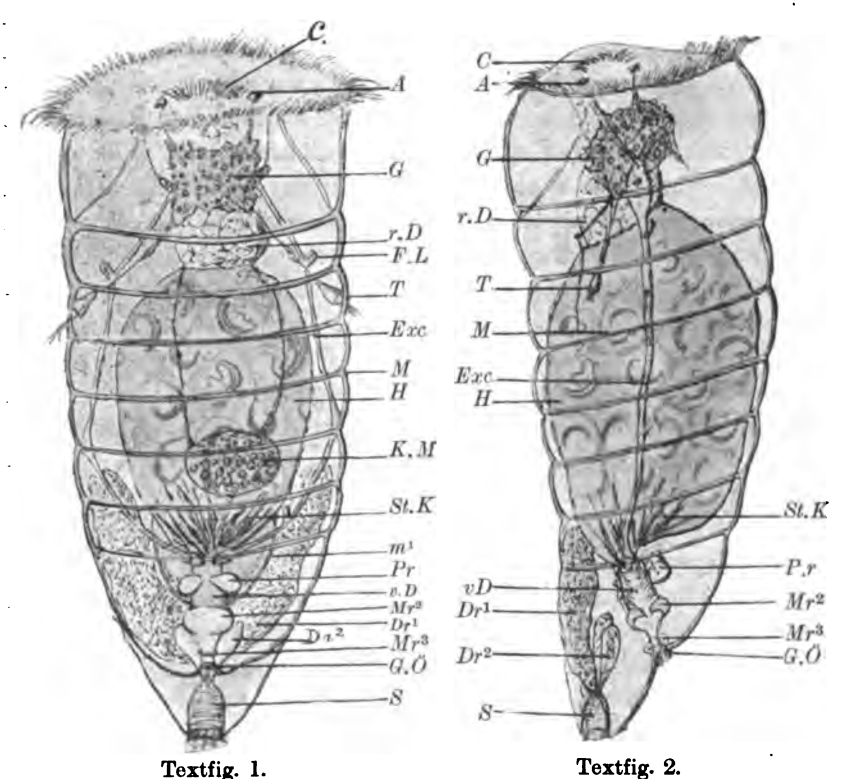
Da das Wetter in dieser Zeit nicht sehr günstig war und ich deshalb stets befürchten mußte, am nächsten Tage kein neues Material mehr zu finden, so konnte ich das Material zu Studien am lebenden Objekt nicht rationell genug ausnutzen und habe zu viel Zeit auf die recht mühsame und umständliche Konservierung verwendet. 1905 und 1906 war ich leider außer Stand, nochmals Material zu sammeln, wie ich gehofft hatte.

Ich untersuchte den Bau der lebenden Männchen, ferner in toto präprarierte und in Serienschnitte von 2—5 μ zerlegte Exemplare; ebenso den Bau der reifen Spermatozoen lebend und konserviert, sowie ihre Entwicklung an Schnitten durch männliche Eier.

Zur Betäubung der Tiere verwandte ich die Rousseletsche Methode (99), welche darin besteht, daß man dem die Tiere enthaltenden Wasser tropfenweise eine Mischung von 3 Teilen 2% Cocain, 1 Teil 90% Alk. und 6 Teilen Wasser so lange zusetzt, bis die Cilien aufhören zu schlagen. Konserviert wurden die betäubten Tiere in Sublimat-Alkohol oder meist in Sublimat, welches erst nach kurzem Auswaschen des Cocains in Wasser geschehen darf, da sonst ein weißer Niederschlag entsteht. Gefärbt wurde mit Borax-Karmin, nach Blochmann, Mal-

LORY und mit HEIDENHAINschem Eisenhämatoxylin mit und ohne Nachfärbung.

Eine Abbildung des Männchens gab meines Wissens außer HUDSON (74 u. 86) nur HLAVA (04_2), der ebenso wie HUDSON die äußere Form ganz gut darstellte, aber die innere Organisation, so weit sich dies beurteilen läßt, nicht genügend berücksichtigte. Da HLAVAS Abhandlung und auch die Erklärungen der Figuren (die Herr K. THON so freundlich war, mir leihweise zu überlassen) in böhmischer Sprache ab-



Textfig. 1. Textfig. 2.

Fig. 1. Männchen, von der Dorsalseite, etwas schematisiert. *A*, Augen; *C*, Cilienbüschel über den Augen; *Dr*¹, große Drüsenlappen der Fußdrüsen; *Dr*², kolbenförmige Ausstülpung derselben; *r.D*, rudimentärer Darm; *Exc*, Excretionsorgan; *Fl*, Flimmerlappen; *G*, Gehirn; *G.Ö*, Geschlechtsöffnung; *H*, Hoden; *K.M*, Körnermasse; *M*, Ringmuskel; *m*¹, Muskel, der vom Vas deferens zum Hoden zieht; *Mr*², Muskelring am Ausgang des Vas deferens; *Mr*³, Zellring an der Geschlechtsöffnung; *Pr*, Prostatadrüsen; *S*, Saugnapf; *St.K*, stäbchenförmige Körper; *T*, Tastorgan; *v.D*, Vas deferens.
Fig. 2. Männchen im Profil etwas schematisiert. Erklärung s. Fig. 1.

gefaßt ist, so ist sie dem Verständnis der Mehrzahl der Zoologen und leider auch dem meinigen unzugänglich.

Ich gebe zwei etwas schematisierte Abbildungen des Männchens, eine von der Dorsalseite (Textfig. 1) und eine Profilansicht (Textfig. 2),

die teils nach Skizzen lebender, teils nach solchen präparierter Exemplare angefertigt sind.

Das Männchen hat eine etwa walzenförmige, hinten zugespitzte Gestalt. Das vordere Körperende wölbt sich beinahe halbkugelig aus dem kontinuierlich das Kopfende umziehenden Wimperkranz des Räderorgans hervor; es trägt an seinem Scheitel über den Augen ein Cilienbüschel (Textfig. 1 u. 2 *C*), sowie mehr unregelmäßig angeordnete Cilien. Da die Scheibe des Räderorgans häufig eingezogen wird, so finden sich die ihr anliegenden beiden Augen (Textfig. 1 u. 2 *A*) bald ganz vorn, bald mehr im Inneren des Körpers. Die Cilien tragenden Zellen des Räderorgans (Fig. 1 *RZ*) sind ansehnlich groß und symmetrisch angeordnet. Von den Zellen der Scheibe des Räderorgans nehmen Muskeln ihren Ursprung, die das Einziehen des Räderorgans, sowie Kontraktionen des ganzen Körpers bewirken. Da ich ihren Verlauf leider nicht genau verfolgen konnte, so habe ich sie auf den Abbildungen nicht näher berücksichtigt. Durch sieben oder acht in gleichmäßiger Entfernung voneinander angeordnete Ringmuskeln (Textfig. 1 u. 2 *M*) erscheint der Körper äußerlich in acht, bzw. neun Ringe geteilt.

Die Länge der Tiere schwankte bei den von mir gemessenen zwischen 200 und 350 μ; die größte Breite zwischen 90 und 115 μ. Die Größe kommt also etwa der eines *Paramaecium caudatum* gleich, die Blochmann (95) zu 120 bis 350 μ angibt.

Bei der äußeren Betrachtung tritt als einzige Körperöffnung die dorsal gelegene Geschlechtsöffnung hervor (s. Fig. 4 und Textfig. 1 u. 2 *G.Ö*). An der hinteren Körperspitze findet sich ein Saugnapf (*S* auf Fig. 4 u. 5 und Textfig. 1, 2), dessen äußere Wand von Muskelfibrillen gebildet wird, während er innen von Cilien ausgekleidet ist. In das proximale Ende des Saugnapfes mündet eine sehr ansehnliche Drüse. Zwei große Lappen sind rechts und links von dem Ausführgang der Geschlechtsorgane sichtbar (Textfig. 1 u. 2, Fig. 1 u. 5 Dr^1); sie füllen den Raum zwischen diesen und den seitlichen Körperwänden vollständig aus und erstrecken sich vorn bis zum Hoden (*H*), so daß sie mehr als $^1/_3$ der ganzen Körperlänge einnehmen. Ventral von dem Vas deferens (Fig. 1 *V.D*) in der Längsachse des Körpers vereinigen sich diese beiden Drüsenlappen zu einem Endteil. Das ganze Gebilde besitzt eine schwammartige Struktur und stellt ein Syncytium mit zahlreichen unregelmäßig eingelagerten Kernen dar. Am Aufbau dieser Drüse nehmen ferner zwei mehr dorsal gelegene kolbenförmige Gebilde teil, die eine Reihe sehr regelmäßig angeordneter Kerne enthalten, und sich

mit Kernfarbstoffen. stark färben (*Dr*[2] Fig. 4, 5, Textfig. 1, 2); mit ihrem schlankeren Ende, welches ein Lumen enthält, münden sie dicht nebeneinander in den Saugnapf. Ihr Zusammenhang mit den großen Drüsenlappen ist nur schwer zur Anschauung zu bringen. Nach dem von mir an verschiedenen Schnittserien Beobachteten erschien es jedoch ziemlich sicher, daß diese beiden Kolben die eigentlichen Ausführgänge sind, und wahrscheinlich auch Reservoire des Drüsensecrets darstellen, welches von den beiden großen Drüsenlappen (*Dr*[1]) secerniert wird.

Das Männchen bedient sich des Saugnapfes, um sich bei der Begattung an der Körperwand des Weibchens festzusaugen und das aus der Drüse in den Saugnapf sich ergießende Secret bewirkt die innigere Befestigung an dieser oder einer andern Unterlage, auf der das Männchen sich gelegentlich festsetzt. Das ganze Organ entspricht also der Fußdrüse andrer Rädertiere, obgleich von einem eigentlichen Fuß hier nicht gesprochen werden kann. Am lebenden Männchen konnte ich wiederholt einen am hinteren Körperende ansitzenden langen Schleimfaden beobachten, den das aus der Ruhe aufgeschreckte Tier hinter sich her zog.

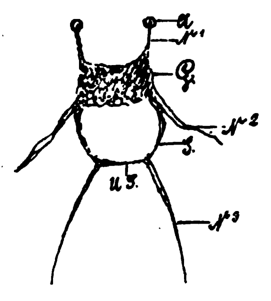
Vorn dicht unter dem Räderorgan sehen wir zunächst das recht ansehnliche Cerebralganglion (Textfig. 1, 2 *G*). Es hat, von der Fläche betrachtet, die Gestalt eines Vierecks, dessen vier Ecken ausgezogen sind. Von den zwei vorderen Ecken gehen die zu den Augen (Textfig. 1 *A*) führenden Nerven ab, die hinteren Ecken ziehen sich in lange Nervenfasern aus, die zu zwei Tastorganen führen, welche zwischen dem zweiten und dritten Muskelring rechts und links aus der Körperoberfläche hervortreten (Textfig. 1 *T*). Derartige seitliche Tastorgane sind auch von andern männlichen Rädertieren bekannt, während die Weibchen sie meist auf dem Rücken tragen; sie wurden daher von Plate auch für die männliche *Lacinularia* postuliert, aber nicht beobachtet; er beschreibt hingegen, wie auch Hudson, ein dorsales Sinnesorgan, während ich etwas Derartiges nie beobachtet habe[1].

Fig. 7 zeigt ein solches Tastorgan wie es am lebenden Tier sich darstellt. Fig. 6 ist nach einem konservierten und gefärbten Exemplar gezeichnet. Es hat die Gestalt eines mit einem Deckel versehenen Bechers. Im Grunde dieses Bechers an der Stelle, wo der Nerv eintritt, liegt ein von Protoplasma umgebener Kern. Der Deckel erscheint nach

[1] Nach beendeter Niederschrift fand ich auf einem aus altem Material angefertigten Präparate zum erstenmal eine dorsale Ausstülpung des Körpers, welche wohl ein Tastorgan enthalten mag. Da das Exemplar leider sehr schlecht konserviert war, will ich auf diese Beobachtung nicht näher eingehen.

der Konservierung und Einschluß in Kanadabalsam hyalin (s. Fig. 6), im Leben zeigt er, sowie der Becher eine streifige Struktur (Fig. 7). An der Spitze des Deckels findet sich eine Öffnung, aus der die Sinneshaare hervortreten. Der zutretende Nerv ist etwa in seiner Mitte mit einer gangliösen Anschwellung versehen, die einen Kern enthält (s. Fig. 6).

Der histologische Bau des Cerebralganglions stimmt mit dem vieler niederer Evertebraten überein. Die äußere zellige Umhüllung (*G. Z* Fig. 1) unterscheidet sich bei der Färbung nach MALLORY von der inneren Punktsubstanz (*P. S*) dadurch, daß sie sich blau färbt, während die innere Partie rot gefärbt erscheint. Die Ganglienzellen enthalten große Kerne und wenig Plasma. Über die unzweifelhaft vom Ganglion zum Räderorgan ziehenden Nerven konnte ich nichts Genaues feststellen, dagegen schien es mir auf einigen Präparaten und bei Beobachtung des lebenden Männchens sehr wahrscheinlich, daß von dem Gehirn ventralwärts ein Nervenring entspringt, der zwei Nerven zum Hoden sendet (Textfig. 3). Dieser Ring wäre der Schlundcommissur und dem unteren Schlundganglion im Nervensystem der Anneliden vergleichbar. Ganglienzellen konnte ich allerdings auf der Ventralseite nicht nachweisen.



Textfig. 3.

A, Auge; *G*, Gehirn; N^1, zu den Augen führender Nerv; N^2, zum seitlichen Tastorgan führender Nerv; N^3, zum Hoden führender Nerv; *S*, Schlundcommissur; *U.S*, untere Schlundcommissur.

Bei den Weibchen von *Callidina* und *Discopus* (ZELINKA, 86 u. 88) und *Conochiloides* (HLAVA, 06) wurde ein subösophageales Ganglion beschrieben, so daß meine Beobachtung an den Männchen der *Lacinularia* nicht isoliert dasteht; daß Ganglienzellen fehlen, steht jedenfalls mit der bei den männlichen Rädertieren fast allgemeinen Rückbildung des Darmes in ursächlichem Zusammenhang.

Das Excretionsorgan der Rädertiere ist schon sehr häufig untersucht worden. Die Frage, ob seine Wimperorgane in offener Kommunikation mit der Leibeshöhle stehen, ist als endgültig gelöst zu betrachten, indem eine solche nicht besteht, vielmehr ein Plasmapfropf die Flimmerorgane gegen die Leibeshöhle abschließt. Ein Gleiches konnte auch ich konstatieren. Das Excretionsorgan der *Lacinularia*-Männchen besteht aus zwei Längsstämmen, die, wie es scheint, ebenso wie beim Weibchen, vorn, in der Höhe des Gehirns quer verbunden sind; denn ich konnte am lebenden Tier, ventral vom Gehirn eine lebhafte Flimme-

rung wahrnehmen. Die Seitenstämme (Textfig. 1 u. 2, und Fig. 1 *Exc*) ziehen rechts und links vom Hoden zwischen diesem und der Körperwand hin und münden hinten getrennt, mit größeren Endzellen (Fig. 1 *E.Z*) rechts und links von der Einmündungsstelle des Hodens in das proximale Ende des Vas deferens.

Am lebenden Tier hatte ich den Eindruck, daß die seitlichen Flimmerorgane, wie sie in Textfig. 1 *F.L* dargestellt sind, den Hauptkanälen seitlich ansitzen.

An den in toto präparierten und den in Schnittserien zerlegten Tieren konnte ich allerdings von diesen seitlichen Ausstülpungen der Kanäle nichts wahrnehmen und nur die Treibwimpern (Fig. 1 *T.W*) im Inneren des Hauptkanals sehen. In Fig. 1 ist das rechte Gefäß gut getroffen; man sieht die Kerne, von denen die Treibwimpern (Fig. 1 *T.W*) ihren Ursprung nehmen und eine eigentümliche Struktur der Wand, die meiner Ansicht nach von einer spiralig verlaufenden muskulösen Wandverdickung herrührt.

Es wäre demnach möglich, daß die Verhältnisse den von Hlava (04) für das Weibchen von *Lacinularia* beschriebenen entsprechen, daß nämlich neben den Hauptkanälen noch capillare Röhren einherlaufen, von denen die seitlichen Flimmerorgane ausgehen, und die mit den Hauptstämmen nur an deren oberen und zuweilen auch an deren unteren Enden in Verbindung stehen.

Für die Männchen bedarf diese Angabe indes noch weiterer Bestätigung, da Hlava hierauf nicht näher eingeht und ich beim lebenden Tier diese Verhältnisse nicht genügend berücksichtigt habe. Bei der Kleinheit des Objektes wird es mit Schwierigkeiten verbunden sein, völlig ins klare zu kommen.

Etwas hinter dem Gehirn erweitern sich die beiden Kanäle zu großen Zellen, welche nach dem Kopfende und dem Gehirn zu Ausläufer senden, vermittels deren sie miteinander und mit der Scheibe des Räderorgans verbunden sind (s. Fig. 1).

Das ansehnlichste Organ des Männchens ist der Hoden (*H* in Fig. 1, 5, Textfig. 1 u. 2), der mit seinem Ausleitungsapparat fast den ganzen Körper ausfüllt, namentlich so lange er prall mit Spermatozoen gefüllt ist. Nach der Entleerung fällt er etwas zusammen, worauf die Bänder sichtbar werden, die ihn an der Körperwand befestigen.

Im Inneren des Hodens findet man die zahlreichen Spermatozoen in lebhafter Bewegung; ihre Gestalt kann zunächst nicht erkannt werden, da sie vielfach eingerollt und dicht aneinander gepreßt sind. Sehr auffallend und an allen studierten Exemplaren bemerkbar ist eine

scheinbare Längsstreifung des hinteren Hodenabschnitts (Textfig. 1 u. 2 *St.K*), die sich von seiner Ausmündungsöffnung in den Samenleiter nach vorn strahlig ausbreitet und etwa das hintere Viertel des Hodens auszeichnet. Nach meinen Erfahrungen rührt sie von lanzettförmigen, frei im Hoden liegenden Gebilden her, die sich durch Druck leicht aus dem Männchen herauspressen lassen, doch soll hierüber später genauer berichtet werden.

Vorn setzt sich an den Hoden eine Zellmasse von grobvacuolärem Bau an (Fig. 2, Textfig. 1 *r.D*), die zuerst Plate als rudimentären Darm angesprochen hatte, welche Deutung wohl auch die einzig mögliche und allgemein anerkannte ist.

Sehr regelmäßig und symmetrisch angeordnete Zellen mit deutlichen Kernen (*x* Fig. 2 u. 5) stellen die Verbindung zwischen diesem rudimentären Darm und dem vorderen Körperende her und sind vielleicht als letzte Reste eines rudimentären Kauapparates aufzufassen.

Auf dem hinteren Abschnitte des Hodens sah ich am lebenden Männchen die von früheren Autoren erwähnte, schwarze Körnermasse (Textfig. 1 *K.M*), die sehr verschieden gedeutet wurde. Da ich, ebenso wie Plate (85, bei *Brachionus amphiceros*) einen Zusammenhang der Körnermasse mit dem vorderen Teile des rudimentären Darmes feststellen konnte, stehe ich nicht an, mich der Deutung dieses Autors, der sie als Reste des Enddarmes anspricht, anzuschließen. Daß ich diese Körner an konservierten Exemplaren nie fand, mag seinen Grund darin haben, daß sie in einem der verwendeten Reagentien löslich sind. An seinem hinteren Ende steht der Hoden durch einen sehr schmalen und kurzen Kanal (Fig. 1 u. 4 *Mr*[1]), dessen Wände muskulös verdickt sind, mit dem Vas deferens (Fig. 1 *V.D*) in Verbindung, welches ein relativ weites Lumen hat.

Die Wand des Vas deferens wird von Ringmuskelfibrillen gebildet (Fig. 1), deren Zellen nicht deutlich voneinander gesondert, der Wand außen anliegen (Fig. 3, 4 *M.Z*); innen ist die Wand mit langen Cilien ausgekleidet, welche im Leben lebhaft hin und her schlagen. Rechts und links von dem kurzen Verbindungskanal zwischen Hoden und Vas deferens (Fig. 1 u. 4 *Mr*[1]), der durch seine stark verdickten Wände schon im Leben deutlich sichtbar ist, münden die beiden Hauptstämme des Excretionsorgans mit den schon erwähnten großen Endzellen (Fig. 1 *E.Z*) in dasselbe ein. Nur wenig caudalwärts davon sieht man bei Einstellung auf die dorsale Wand des Samenleiters zwei zwei- bis mehrzellige Drüsen (*Pr* Textfig. 1 u. 2, Fig. 1), dicht nebeneinander einmünden, welche schon bei andern Rädertiermännchen als Prostata-

drüsen bezeichnet wurden. Am hinteren Ende des Samenleiters befestigt sich rechts und links je ein Muskel (Fig. 1 und Textfig. 1 *m*[1]), der nach vorn zum Hoden zieht, und, wie mir scheint, bei der Austreibung der Spermatozoen eine Rolle spielt. Der gleichen Funktion dient wohl auch ein muskulöser Ringwulst (*Mr*[2] Fig. 1, 3, 4), der unmittelbar hinter der Ansatzstelle der eben erwähnten Muskeln das Vas deferens umzieht. Innerhalb des vorderen Teiles des Ringwulstes, der hier fibrillär differenziert ist (*Fr* Fig. 1, 3, 4), verengt sich das Vas deferens nach hinten zu trichterförmig bis zu einer feinen Öffnung, welche hierauf in einen weiten, kuppelförmigen Raum führt, der von der caudalen Hälfte des Ringwulstes umschlossen wird. Die Innenwand dieser kuppelförmigen Erweiterung wird von einer ziemlich starken Cuticula ausgekleidet. An diese Erweiterung schließt sich endlich der zur äußeren Geschlechtsöffnung (*G.Ö* Fig. 1, 3, 4) führende letzte Abschnitt des Ausführganges an, der trichterförmig gestaltet und innen bewimpert ist (*A.G* Fig. 1, 3, 4). Unweit der Ausmündungsstelle ist dieser Abschnitt, der nur als eine Einstülpung der äußeren Körperwand zu betrachten ist, noch von einem Zellring (Fig. 3, 4 *Mr*[3]) mit deutlich sichtbaren, sehr regelmäßig angeordneten Kernen umgeben.

Ein ausstülpbarer Penis konnte nicht aufgefunden werden und ich muß die Existenz eines solchen verneinen, obgleich Plate (85) ihn beobachtet haben will. Er hält den auch von mir beobachteten Ring (*Mr*[1] Fig. 1 u. 4) an der Einmündungsstelle des Hodens in das Vas deferens für den »handschuhfingerförmig umgestülpten und eingezogenen Penis«, der gewöhnlich eingestülpt getragen werde. Doch gibt Plate selbst zu, daß er über den feineren Bau des Begattungsorgans nicht völlig ins klare kam, weil es ihm nie gelang, dasselbe durch Druck frei zur Ansicht zu bringen. Auch Hudson (86) spricht von einem ausstreckbaren Penis; auf seiner Abb. Taf. VIII, Fig. 1 ist jedoch nichts Derartiges zu sehen.

Wie gesagt kann bei *Lacinularia* von einem Begattungsorgan nicht gesprochen werden; das was man bisher dafür hielt, ist das Vas deferens. Die Verhältnisse nähern sich denen, wie sie Plate (86, S. 110) bei *Hertwigia* und einigen andern Formen beschreibt, bei denen das hintere, retractile Körperende als Penis funktionieren soll; sie sind bei *Lacinularia* etwas anders, weil die Geschlechtsöffnung nicht wie bei *Hertwigia* terminal, sondern dorsal liegt (Textfig. 2 *G.Ö*).

Der Akt der Begattung geht meiner Ansicht nach folgendermaßen vor sich: Durch Contraction der beiden oben beschriebenen Muskeln (Fig. 1 *m*[1]) werden die Spermatozoen aus dem Hoden in das Vas

deferens getrieben; durch Contraction zweier weiterer Muskeln (Fig. 1 m^2), welche an dem muskulösen Ringwulst (Mr^2) inserieren, sowie durch die Contractionen des Ringwulstes und des Vas deferens selbst wird die austreibende Tätigkeit der Cilien im Samenleiter unterstützt, wodurch die Spermatozoen in den äußeren Geschlechtsgang (*A.G* Fig. 1, 3, 4) gelangen und von hier in die Leibeshöhle des Weibchens, wo man sie oft schon bei jugendlichen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren in größerer Zahl antrifft. Das Eindringen der Spermatozoen in das Weibchen konnte ich leider nie beobachten, obgleich ich mehrere Mal sah, wie ein Männchen sich mit seinem Saugnapf an verschiedenen Körperstellen des Weibchens festsaugte. Mir scheint, daß die männliche Geschlechtsöffnung sich an irgend einer beliebigen Stelle des Weibchens andrückt und in der oben beschriebenen Weise die Spermatozoen mit großer Gewalt herausgepreßt werden. Gar nicht unwahrscheinlich erscheint es mir, daß die lanzettförmigen, an beiden Enden zugespitzten Gebilde, welche im hinteren Ende des Hodens liegen (Textfig. 1 u. 2 *St.K*), und zuerst aus demselben herausgelangen, zum Durchbohren der Körperwand des Weibchens beitragen, und daß hierin vielleicht ihre Hauptfunktion besteht.

Diese lanzettförmigen Gebilde sind schon DALRYMPLE (49) als eine vermeintliche Längsstreifung des Hodens bei *Notommata anglica* aufgefallen und wurden von ihm als ein Muskelbündel gedeutet. LEYDIG (55) machte auf diesen Irrtum aufmerksam, erkannte sie bei *Notommata* als Samenelemente, konnte jedoch nicht darüber schlüssig werden, ob sie in den Entwicklungskreis der Spermatozoen gehören, welche den Hauptinhalt des Hodens bilden oder ob sie eine zweite Form von Spermatozoen darstellen, wie solche von *Paludina* und andern Gastropoden bekannt sind. Später (83) äußerte er sich jedoch dahin, daß sie Endstadien im Entwicklungsgang der Spermatozoen seien. COHN wendete sich 1856 gegen diese Auffassung; er sagt S. 453 bei der Beschreibung des Männchens von *Hydatina senta*: »Am hinteren Ende zeigt der Hoden eine dichte parallele Längsstreifung; LEYDIG deutet sie als Spermatozoenmassen, ich erkläre sie jedoch durch die eigentümliche Anordnung der Muskelfasern wie dies auch DALRYMPLE getan.«

Später wurden diese Körper auch von CLAUS (76 u. 80) bei *Seison grubei* gefunden; er glaubt, daß sie den von LEYDIG beschriebenen homolog sind, aber im Samenleiter entstehen, weiß sich jedoch ihre Funktion nicht zu erklären. 1886 spricht zuerst PLATE die soeben auch von mir geäußerte Vermutung über die Funktion der fraglichen Gebilde aus, was mir um so interessanter ist, als ich ohne Kenntnis seiner

diesbezüglichen Äußerung auch zu derselben gekommen war. Neuerdings (88) kam WEBER wieder auf die ganz unhaltbare Ansicht der älteren Autoren zurück, daß es sich um ein Muskelbündel handle. Die Ansicht HLAVAS (04[2]), der auch Längsstreifung abbildet, blieb mir leider unbekannt.

Diese steifen Gebilde sind, wie schon erwähnt, lanzettförmig und an beiden Enden scharf zugespitzt (Fig. 8, 9, 10). Der eine ihrer beiden Pole zieht sich in einen Faden aus, der etwa die gleiche Länge hat wie der Körper selbst, d. h. durchschnittlich 10 μ; er scheint im Leben beweglich zu sein, da er sowohl an lebenden als auch an konservierten Exemplaren nicht immer ganz gestreckt, sondern zuweilen etwas gebogen erschien. Die Achse des Körpers durchzieht ein mit Kernfarbstoffen färbbarer Faden und an der breitesten Stelle des Körpers findet sich zuweilen ein mit Eisenhämatoxylin stark färbbares Körnchen (Fig. 10). Am lebenden Material konnte ich den axialen Faden nicht wahrnehmen, hingegen die auf Fig. 8 dargestellten, stark lichtbrechenden Körnchen, die wohl dem Körnchen in Fig. 10 entsprechen; ferner trugen die lebenden, bei schwacher Vergrößerung stäbchenförmig erscheinenden Gebilde seitlich eine helle Blase, die ich an konservierten Exemplaren nie fand. Ich vermute jedoch, daß es vielleicht noch nicht ganz ausgebildete Stadien waren, die ich vor Augen hatte, denen noch ein Rest der Bildungszelle anhing.

Über den morphologischen Wert dieser Gebilde läßt sich nichts Sicheres aussagen, da ihre Genese nicht bekannt ist, welche allein Aufschlüsse über die Herkunft der einzelnen Bestandteile geben könnte; doch möchte ich auch schon nach meinen lückenhaften Beobachtungen, sowie auf Grund einer noch später zu erwähnenden, auffallenden Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den Spermatozoen andrer Organismen nicht anstehen, sie als den Spermatozoen homologe, aus Spermatiden hervorgegangene Zellen zu betrachten, deren axialer Faden von dem Kern herzuleiten ist.

Das Vermögen der Rädertiere in ihrem Hoden zweierlei Zellelemente zu entwickeln, steht nicht vereinzelt da. Von *Paludina* und andern Prosobranchiaten waren derartige Verhältnisse schon länger bekannt, und in neuester Zeit fand MEVES (02) auch bei *Pygaera*, einer Lepidoptere, verschieden geformte Samenelemente, von denen die einen sich durch das völlige Fehlen eines Kernes auszeichnen und von ihm daher als apyrene Spermien bezeichnet werden. Über die Funktion dieser Elemente, sowie über die der sog. oligopyrenen Spermien der Gastropoden ist man noch völlig im unklaren; alle früher aufgestellten Hypothesen

erwiesen sich als unhaltbar (s. hierüber KORSCHELT und HEIDER [02 S. 461], MEVES [02]). KORSCHELT hält es jedenfalls für sicher, daß diese abweichend geformten Spermatozoen bei der Befruchtung des Eies keine Verwendung finden.

Daß die bei den Rädertieren vorkommenden, sog. stäbchenförmigen Körper den oligopyrenen und apyrenen Spermien nahe stehen, scheint mir sehr wahrscheinlich und das von mir über ihre vermutliche Funktion Geäußerte daher vielleicht von allgemeinerem Interesse.

Die mit Sicherheit als männliche Geschlechtszellen funktionierenden Elemente des Hodens wurden zuerst von LEYDIG (51) in der Leibeshöhle des *Lacinularia*-Weibchens, welches damals noch für einen Zwitter galt, flottierend gefunden und als parasitische Protozoen beschrieben. Nachdem ihm die von DALRYMPLE schon 1849 gemachte Entdeckung der männlichen Rädertiere bekannt wurde, und er selbst die Männchen von *Notommata sieboldi* im Jahre 1855 eingehend studiert hatte, fiel ihm die Ähnlichkeit der vermeintlichen Parasiten mit den Spermatozoen dieser Form auf, wodurch er selbst von seinem Irrtum bei *Lacinularia* zurückkam. LEYDIGS schon im Jahre 1851 gegebene Abbildung und die HUXLEYS (53) sind die einzig existierenden der Spermatozoen von *Lacinularia*. Sie gaben beide die äußere Gestalt richtig wieder; von dem Inhalt hat HUXLEY gar nichts, LEYDIG nichts Sicheres gesehen; letzterer berichtet nur, daß mehrere Kügelchen im Inneren des Körpers unterschieden werden können. Von späteren Autoren wurden die Spermatozoen der Rädertiere entweder gar nicht näher untersucht oder im besten Falle nur bei so schwachen Vergrößerungen betrachtet und abgebildet, daß man höchstens notdürftig über die äußere Gestalt orientiert wird. Die innere Organisation wurde bisher überhaupt kaum berücksichtigt. Nur COHN (63) und WEBER (88) geben Abbildungen der Spermatozoen von *Conochilus volvox* und *Hydatina senta*, in denen ein länglich gestreckter Inhaltskörper zu sehen ist; im ganzen aber zeigen auch diese beiden Abbildungen nichts Bemerkenswertes.

Das einzige, was wir aus den bisherigen, recht ungenügenden Abbildungen und Beschreibungen entnehmen können, ist, daß die äußere Gestalt der Spermatozoen innerhalb der Gruppe der Rädertiere nicht immer die gleiche ist; wenn sie auch auf einen gemeinsamen Grundtypus zurückgeführt werden kann (s. die Abb. von DALRYMPLE [49], HUXLEY [53], LEYDIG [55], COHN [56 u. 63], HUDSON [74, 83], JOLIET [83], WEBER [88], MARKS and WESCHÉ [03], MONTGOMERY [03]). Nach dem Gesagten erscheint es nicht wunderbar, daß KORSCHELT weder

in dem allgemeinen Teil seines Lehrbuches (02) noch in seinem Vortrage vor der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (06) die Spermatozoen der Rädertiere erwähnte.

Ich beobachtete die Spermatozoen im lebenden Männchen, wo sie sich lebhaft bewegen, ihre Gestalt aber nicht zu erkennen ist. Um diese näher zu studieren, preßte ich sie durch sanften Druck auf das Deckglas aus dem Hoden heraus und sah nun zahlreiche cercarienartig geformte Gebilde, die sich mit ihrem Ruderschwanze hin und her bewegten. Bei näherer Betrachtung mit starker Vergrößerung erwies sich dieser Schwanz als der mit einer undulierenden Membran besetzte Schwanz des Spermatozoons, dessen feinerer Bau nach Abtöten und Färben des Präparates noch deutlicher sichtbar wurde.

Auf Fig. 24—27 sind fertig ausgebildete Spermatozoen abgebildet, wie sie sich nach Abtöten mit Sublimat-Alkohol und Färbung mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin darstellen. Der undulierende Saum zieht sich wellenförmig den Schwanz entlang, das Protoplasma ist deutlich wabig strukturiert. Der länglichrunde, keulenförmige Körper mit dem ansehnlichen Schwanz stellt ein Gebilde dar, welches von den typischen Spermatozoenformen stark abweicht. Das Vorhandensein von reichlichem Protoplasma, sowie das Fehlen einer Geißel ist eine bei den Spermatozoen wenig verbreitete Erscheinung.

Der kolbenförmige vordere Abschnitt, den wir der Kürze wegen als Kopf bezeichnen wollen (ohne ihn dem Kopf andrer Spermatozoen zu homologisieren), wird von einem eigentümlichen bandartigen Axialkörper durchzogen, welcher sich bis in den Anfangsteil des Schwanzes erstreckt und nach hinten spitz ausläuft. Vorn krümmt er sich hakenförmig um und man kann an diesem vorderen Ende, welches einen Querschnitt des Bandes zeigt, wahrnehmen, daß er der Quere nach eingerollt ist und eine halbkreisförmige Rinne darstellt, deren Konkavität gegen die Konkavseite des Achsenkörpers gerichtet ist. Aus dem hakenförmig nach hinten gebogenen Vorderende dieser Rinne tritt ein peitschenartig gewundener Faden (Fig. 24—28 *F*) hervor, der mannigfache Windungen beschreibt, innerhalb der Rinne setzt sich der Faden nach hinten fort und ist hier, besonders auf Querschnitten, deutlich wahrnehmbar (s. Fig. 29 *F*). Das hintere Ende des Fadens war nicht sicher erkennbar.

Der Achsenkörper wird zunächst von einer Schicht helleren Protoplasmas umgeben, dessen Waben nach Art eines Alveolarsaumes angeordnet sind; nach der Peripherie zu wird das Protoplasma dichter und feinwabiger (s. bes. Fig. 25). Die Gestalt des Kopfes, sowie die des

Schwanzes, der sich in verschiedener Weise einrollt, zeigt einige Variationen. Das Vorderende des Kopfes zieht sich z. B. zuweilen in eine Spitze aus, wie es in Fig. 27 dargestellt ist; ob dies eine normale oder durch die Präparation hervorgerufene Erscheinung ist, kann ich nicht sagen. Der Schwanz ist von verschiedener Länge, meist jedoch weit länger als der Kopfabschnitt. Das ganze Spermatozoon hat etwa eine Länge von 40—60 μ.

Soweit ließ sich die Morphologie mit ziemlicher Bestimmtheit feststellen, dagegen stößt die Homologisierung der verschiedenen Bestandteile des so abweichend gebauten Spermatozoons mit denen andrer Formen auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten und es schien mir hierzu von vornherein wichtig, an der Hand der Entwicklungsgeschichte Näheres zu ermitteln. Zu diesem Zweck konservierte ich möglichst zahlreich männliche Eier, da die Männchen, deren Lebensdauer ja nur nach Tagen zählt, schon mit ganz oder doch nahezu reifen Spermatozoen geboren werden[1]. Leider erwiesen sich die Zellelemente als ganz außerordentlich klein und die konservierten Stadien als schon zu weit vorgeschritten, um ganz sichere Schlüsse zu ziehen; immerhin ließen sich doch einige wesentliche Punkte ziemlich klar stellen.

Die frühesten von mir gefundenen Stadien der Spermatide zeigten noch einen völlig regulär ausgebildeten Kern von wabigem Bau, mit einem Nucleolus und zahlreichen, der Kernoberfläche angelagerten, mit Eisenhämatoxylin färbbaren Körnchen (Fig. 11). Indem sich diese Körnchen einander nähern, verschmelzen sie zu einem einheitlichen Körper, der den Kern einseitig wie ein Mantel umgibt (Fig. 12, 13) und dessen beide Enden, später, während der Kern seine Gestalt nicht verändert, anwachsen, so daß sie als Fortsätze frei in das Plasma der Spermatide vorspringen. Der fragliche Körper stellt nun eine einseitige Hülle des Kerns dar, die weit größer ist als dieser selbst. Indem dieser Körper weiter auswächst, entwickelt er sich zu dem oben beschriebenen bandartigen Axialkörper (Fig. 25 *A*.). Die Fig. 14—23 zeigen mehrere Stadien seines Wachstums, wie sie sich bei verschiedener Schnittführung

[1] Die männlichen Eier sind von den weiblichen durch ihre geringere Größe unterschieden. Größe der männlichen: 70 μ breit 110 μ lang, Größe der weiblichen 110 : 150 μ. In der Gallerte einer Kolonie finden sich beide Arten von Eiern vor; ob ein Tier stets nur männliche oder nur weibliche Eier entwickelt, wie es Cohn (56) für *Conochilus volvox* und Joliet (83) für *Melicerta* beschreibt, oder beide Arten (Weber [88] bei *Floscularia campanulata*), ließ sich daher nicht nachweisen. Da alle Weibchen einer Kolonie der gleichen Temperatur ausgesetzt sind, kann für *Lacinularia* jedenfalls der Einfluß der Temperatur auf die Geschlechtsbestimmung nicht so groß sein wie es Maupas (90) für *Hydatina senta* angibt.



darstellen. Die Schnitte sind 2—3 μ dick. Die Breite des Kerns beträgt in allen Stadien etwa 3 μ, seine Länge in Fig. 17, 18, 19 etwa 6 μ. Der Achsenkörper hat in Fig. 18 eine Länge von 12 μ erreicht; man sieht an dieser Figur, welche den ganzen axialen Körper im Profil zeigt, die vordere Krümmung und die Art, wie der Kern eingelagert ist. Die Vergrößerung ist etwa doppelt so stark als die Figuren der reifen Spermatozoen. In Fig. 17 ist die Schnittrichtung die gleiche; der Schnitt ist jedoch etwas oberflächlicher geführt und trifft nur den Teil der Hülle, der den Kern umschließt. Die Fig. 20 und 21 stellen ähnliche Stadien dar, auf Schnitten, welche etwa der Linie *a—b* Fig. 18 parallel gehen; sie bringen daher auch einen Querschnitt der Hülle (*Q*) zur Wiedergabe und zeigen wie der Kern von ihr umschlossen wird; der Kern ist nicht in der Mitte, sondern mehr oberflächlich durchschnitten und erscheint daher relativ klein. In Fig. 23 ist ein ähnlicher, etwas schräg geführter Schnitt abgebildet.

Später ist der Kern, von dem sich der Nucleolus am längsten erhält, nicht mehr wahrnehmbar (Fig. 24) und an seine Stelle tritt der in dem Achsenkörper verlaufende und aus ihm hervortretende Faden. Die dazwischen liegenden Stadien habe ich leider nicht gefunden.

Trotz dieser Lücke, und obgleich ich die Genese der einzelnen Bestandteile der Spermatozoen nicht weiter zurückverfolgen konnte als ich es im obigen darzustellen versuchte, scheint es mir doch nach den Erfahrungen früherer Autoren und auch nach den neueren Arbeiten von MEVES (00) und DEPDOLLA (06) wahrscheinlich, daß der dem Kern der Spermatide anliegende Körper (*M* Fig. 11 u. f.) einen Nebenkern (Mitochondrienkörper) darstellt und der ganze von ihm umhüllte Teil des Fadens, der dann als Achsenfaden aufzufassen wäre, dem Mittelstück entspräche. Ob dieser Achsenfaden in seiner Gesamtheit dem Kern entspricht oder nur sein aus dem Achsenkörper vorn hervortretender Teil den Kern repräsentiert, während der übrige Teil des Achsenfadens einem von mir übersehenen Centrosoma seinen Ursprung verdankt, darüber kann ich leider nichts Sicheres aussagen. Die endgültige Entscheidung darüber, ob die Spermatozoen der *Lacinularia* einen Kern und Achsenfaden oder nur einen fadenförmigen Kern enthalten, bleibt daher noch offen.

Weitere entwicklungsgeschichtliche und vergleichende Untersuchungen können hier allein zum Ziel führen, und ich werde auch versuchen die zahlreichen Lücken meiner Beobachtungen auszufüllen, sobald mir wieder Material zur Verfügung steht. Da die Erlangung des Materials mit Schwierigkeiten verbunden und vom Zufall abhängig

ist, so wollte ich die schon vor 2 Jahren angestellten Untersuchungen trotz ihrer Lückenhaftigkeit nicht länger zurückhalten.

In dem Bestreben, für die Gestalt der von mir untersuchten Spermatozoen in andern Tierklassen einige Vergleichspunkte zu finden, orientierte ich mich, so gut es ging, über die diesbezügliche Literatur. Die Arbeiten von GRAFF (82) und BÖHMIG (90) über rhabdocöle Turbellarien erregten mein größtes Interesse, weil einige der hier abgebildeten und beschriebenen Spermatozoenformen unverkennbare Anklänge an die beiden Arten der Spermien im Hoden der Rädertiere zeigen. Ich möchte nicht näher auf einen Vergleich eingehen, da es mir voreilig erscheint, nach meinen noch lückenhaften Untersuchungen und der immerhin recht unvollständigen Kenntnis der Morphologie und Genese der Turbellarien-Spermatozoen weitergehende Schlußfolgerungen zu ziehen. Immerhin ist es von Interesse, daß die Spermatozoen zweier Tierklassen, deren phylogenetische Beziehungen schon wiederholt Gegenstand der Diskussion gewesen sind, schon äußerlich vielerlei Übereinstimmendes zeigen, und ich bin fest überzeugt, daß ein eingehenderes Studium dieser Verhältnisse auch für die Rückführung der mannigfaltigen Spermatozoen-Formen, in diesen beiden Tierklassen auf einen gemeinsamen Grundtypus von großem Erfolge sein wird.

Die geschwänzten Spermatozoen der *Lacinularia* erinnern lebhaft an die von GRAFF Taf. I Fig. 6 u. 11 abgebildeten Spermatozoen von *Proporus venenosus* und *rubropunctatus*. Die von COHN (63) beschriebenen und abgebildeten Spermatozoen von *Conochilus volvox*, sowie die von MONTGOMERY (03) abgebildeten, mehr bandförmig gestalteten von *Floscularia* ähneln denen von *Macrorhynchus helgolandicus* und *nägeli* Graff, während die stäbchenförmigen Körper der Rotatorien, nach den Abbildungen zu urteilen, eine weitgehende Ähnlichkeit mit sog. geflügelten Spermatozoen von *Allostoma monotrochum* (GRAFF, Taf. XIX Fig. 21) u. a. zeigen.

In allerneuester Zeit wurden von HASSWELL (05) bei einer Turbellarie (*Heterochoerus*) zwei verschiedene Arten von Spermatozoen gefunden, die sich jedoch nicht in ihrer Gestalt, sondern nur in ihrer Größe voneinander unterscheiden, so daß hierin wohl kaum eine Analogie mit dem Verhalten der Rädertiere vorliegt.

Am Schlusse der Arbeit danke ich Herrn Prof. BÜTSCHLI für seine freundliche, gelegentliche Unterstützung bei der Ausführung dieser Arbeit.

Heidelberg, November 1906.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

95. F. Blochmann, Mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. I. Protozoa. Hamburg, 2. Aufl. 1895.

90. L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina v. Graff. Diese Zeitschrift Bd. LI. 1890.

76. C. Claus, Über die Organisation und systematische Stellung der Gattung *Seison* Gr. Festschr. d. k. k. zool. bot. Ges. in Wien 1876.

80. — Zur Kenntnis der Organisation von *Seison*. Zool. Anz. Bd. III. 1880.

56. F. Cohn, Über die Fortpflanzung der Rädertiere. Diese Zeitschrift Bd. VII. 1856.

63. — Bemerkungen über Rädertiere. III. Diese Zeitschrift Bd. XII. 1863.

49. S. Dalrymple, Description of an infusory animalcule allied to the genus Notommata of Ehrbg. hitherto undescribed. Philos. Transact. of the royal society.

06. Ph. Depdolla, Beiträge zur Kenntn. der Spermatogenese beim Regenwurm. Diese Zeitschrift Bd. LXXXI. 1906.

83. R. Eckstein, Die Rotatorien der Umgegend von Gießen. Diese Zeitschrift Bd. XXXIX. 1883.

82. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida Leipzig 1882.

05. W. A. Hasswell, Studies on Turbellaria I. u. II. Quarterly Journ. mikr. Sc. N. S. V. 49. 1905.

04. S. Hlava, Einige Bemerkungen über die Excretionsorgane der Rädertierfamilie Melicertidae und die Aufstellung eines neuen Genus Conochiloides Zool. Anz. Bd. XXVII.

04. — Rotatorien Böhmens. Monographie der Familie Melicertidae. (Böhmisch.) Arch. f. Landesdurchforschung Böhmens. Bd. XIII. 1904. Ref. v. K. Thon. Zool. Centralbl. 1905. Nr. 184.

06. — Beiträge zur Kenntn. der Rädertiere. I. Über die Anatomie von Conochiloides natans. Diese Zeitschrift Bd. LXXX. 1906.

74. C. F. Hudson, On some male rotifers. Monthly mikr. Journ. XIII. 1874.

83. — On Asplanchna ebbersborni n. sp. Journ. of royal mikr. Soc. Ser. II. Vol. III. 1883.

86. Hudson and Gosse, The rotifera or Wheel animalcules. London 1886. Supplement 1889.

53. T. H. Huxley, Lacinularia socialis, a contribution to the anatomy and Physiology of the Rotifera. Transact. of the mikrosk. Society London 1853.

83. L. Joliet, Monograph of the Melicertidae. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. I. 1883.

06. E. Korschelt, Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen. Verh. der Deutsch. Zool. Gesellsch. Leipzig 1906.

02. E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 1. Lief. Jena 1902.

51. F. Leydig, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lacinularia socialis. Diese Zeitschrift Bd. III. 1851.

55. F. LEYDIG, Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. Diese Zeitschr. Bd. VI. 1855
83. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
03. J. K. MARKS and W. WESCHÉ, Further observations on male Rotifers. Journ. of Queck. Mikr. Club 1903.
91. M. MAUPAS, Sur le determinisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. R. d. seances de l'Ac. des sc. 1891.
00. F. MEVES, Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LVI. 1900.
02. — Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. ibid. Bd. LXI. 1902.
03. H. MONTGOMERY, On the morphology of the rotatorian family Floscularidae. Proc. of the acad. of nat. science of Philadelphia. 1903.
85. L. PLATE, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. Bd. XIX. 1885.
87. — Über einige ectoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel. Mitt. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. VII. 1887.
97. CH. F. ROUSSELET, On the male of Rhinops vitrea. Journ. of royal mikr. Society London 1897.
97. — On the male of Proales wernecki. Journ. of Queck. microsc. Club. V. 6. 1897.
99. — Note on preserving Rotifers. Proc. IV. Intern. Congr. Zool. Cambridge. 1899.
88. E. F. WEBER, Notes sur quelques Rotatores des environs de Genève. Arch. de Biol. 1888.
97. E. F. WEBER, Note sur quelques males de Rotateurs. Rev. suisse de Zool. T. V. 1897
86. C. ZELINKA, Über die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus Callidina. Diese Zeitschrift Bd. XLIV. 1886.
88. — Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus synaptae n. g. n. sp. Diese Zeitschrift Bd. XLVII. 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen der Figuren 1—5.

A.G, äußerer Geschlechtsgang.
C, Cilien des Vas deferens.
Dr[1], *Dr*[2] in den Saugnapf mündende Drüsen.
r.D, rudimentärer Darm.
Exc, Excretionsorgan.
E.Z, Endzellen des Excretionsorgans.
Fr, fibrilläre Differenzierung des Ringwulstes am Ende des Vas deferens.
G.Ö, Geschlechtsöffnung.
G.Z, Ganglienzellen des Gehirns.
H, Hoden.
m^1 dem Vas deferens ansitzende Muskeln.
m^2 dem Ringwulst Mr^2 ansitzende Muskeln.
Mr^1 Muskelring am Verbindungskanal zwischen Hoden und Vas deferens.

*Mr*² Muskelring am Ausgang des Vas deferens.
*Mr*³ Zellring an der Geschlechtsöffnung.
M.Z, Muskelzellen des Vas deferens.
Pr, Prostatadrüsen.
P.S, Punktsubstanz des Gehirns.
R.Z, Zellen des Räderorgans.
S, Saugnapf.
St.K, stäbchenförmige Körper.
T.W, Treibwimpern.
V.D, Vas deferens.
X, Zellen des rudimentären Kauapparates.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch das Männchen. Kombination von mehreren Schnitten einer Serie. Schnittdicke 3 μ. Fix. Sublimat; Färbung nach MALLORY.

Fig. 2. Mehr ventral geführter Schnitt der gleichen Serie. Vordere Partie des Körpers zur Demonstration des rudimentären Darmes. Beh. wie vorige.

Fig. 3. Medianschnitt durch die Ausführgänge des Geschlechtsorgans. Beh. wie vor.

Fig. 4. Medianer Sagittalschnitt durch das hintere Körperende. Ausführgänge d. Geschlechtsorg., Saugnapf und Drüsen. Beh. wie vor.

Fig. 5. Frontaler Längsschnitt. Kombination von zwei Schnitten einer Serie. Zur Demonstration des Saugnapfs und der Fußdrüse. Fix. Sublimat. Färb. Eisenhämatox. n. HEIDENHAIN. Schnittdicke 3 μ. Vergr. 400×.

Fig. 6. Laterales Tastorgan. Fix. Sublimat. Färb. nach BLOCHMANN.

Fig. 7. Desgl. nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 8. Stäbchenförmiger Körper nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 9 u. 10. Desgl. nach Fix. mit Sublimat und Färbung mit Eisenhäm. wie oben. Länge 16—20 μ. Br. 2 μ. Vergr. 2250 ×.

Fig. 11—23. Verschiedene Entwicklungsstadien der Spermatiden. Fix. Sublimat. Färb. 15 u. 16 MALLORY, die andern Eisenhämatox. Schnittdicke 2—3 μ.

Fig. 24—27. Reife Spermatozoen. Fix. u. Färb. wie vor. Vergr. 1500 ×.

Fig. 28. Längsschnitt durch den Kopfabschnitt eines Spermatozoons. Beh. wie vor. Schnittdicke 3 μ.

Fig. 29. Querschnitt durch einen Achsenkörper (s. Fig. 25 *A*). Beh. wie vor.

Beiträge zur Kenntnis des Entwicklungsganges der Larve von Hypoderma bovis De Geer.

Von

Hermann Jost
(Göttingen).

Mit Tafel XXXII und 3 Figuren im Text.

Einleitung.

Angeregt durch die überraschenden Resultate, welche die Fleischbeschau innerhalb der beiden letzten Jahrzehnte in bezug auf die Erforschung der Dasselplage des Rindes aufzuweisen hat, und veranlaßt durch die sich trotzdem noch vielfach widersprechenden Ansichten über den Entwicklungsgang des hierbei in Frage kommenden Schmarotzers — der Bremsenfliege — *Hypoderma bovis* —, habe ich im Königlichen Veterinär-Institut der Universität Leipzig die verschiedensten Untersuchungen über diese *Hypoderma*-Larve und über die durch die Wanderung derselben hervorgerufenen pathologisch-anatomischen Veränderungen der einzelnen Gewebsteile des Rindes vorgenommen.

Gerade durch die neuesten Forschungen auf diesem Gebiete ist die Dasselplage des Rindes, insbesondere das Jugendstadium der sie verursachenden Larve, zu einer einerseits veterinärmedizinisch-sanitätspolizeilichen, anderseits aber auch zoologisch-landwirtschaftlichen Tagesfrage geworden.

Vom veterinärmedizinischen Standpunkte aus betrachtet, erregt diese Schmarotzerkrankheit insofern ein vermehrtes Interesse, als nach dem Auffinden der Larven von *Hypoderma bovis* in der Schlund- und Magenwand und im Wirbelkanal des Rindes gewisse Krankheitserscheinungen des Schlundes, die Blähsucht und einzelne Lähmungserscheinungen der Weidetiere in einen ursächlichen Zusammenhang mit den durch diesen Parasiten hervorgerufenen krankhaften Veränderungen der erwähnten Körperteile gebracht werden. — Neben dieser Bedeutung für die klinische Diagnostik und Therapie werden auch vom pathologisch-anatomischen Standpunkte aus derartig krankhafte Umbildungen

von Gewebsteilen unter Berücksichtigung ihrer jetzt erst bekannt gewordenen parasitären Ursache einer ganz andern Beurteilung wie früher unterworfen werden.

In sanitätspolizeilicher Hinsicht erfordert die Invasion dieses Schmarotzers eine vermehrte Beachtung dadurch, daß die *Hypoderma*-Larve nunmehr nicht allein zu gewissen Jahreszeiten als ständiger Gast einzelner Organe von Weideschlachttieren bestimmter Gegenden erkannt ist und durch ihr oft massenhaftes Auftreten an diesen Stellen an und für sich schon ekelerregend wirkt, söndern daß sie auch infolge der durch sie verursachten krankhaften Veränderungen nicht selten zur Minderwertigkeits- und Untauglichkeitserklärung dieser Fleischteile Veranlassung gibt.

In landwirtschaftlichen Kreisen hat man von jeher der Erforschung der Dasselplage des Rindes große Aufmerksamkeit entgegengebracht; dies erklärt sich durch den jährlichen Schaden dieser Schmarotzerkrankheit speziell für die Bevölkerung, welche fast ausschließlich auf die Haltung von Weidevieh angewiesen ist. Da sich der rationelle Viehzüchter bewußt ist, daß erst dann wirksame Mittel zur Bekämpfung der weiteren Ausbreitung dieses Parasiten angewandt werden können, wenn der gesamte Entwicklungsgang der Larve von *Hypoderma bovis* hinreichend erforscht ist, hat sich nach der Veröffentlichung der neuesten Forschungen auf diesem Gebiete das Interesse der Landwirte an dem weiteren Erfolg der diesbezüglichen Untersuchungen noch wesentlich gesteigert. — Der Schaden, welchen die Dasselkrankheit des Rindes alljährlich der Landwirtschaft, der Lederindustrie und dem Fleischergewerbe bringt, äußert sich in der mannigfachsten Weise. Verletzungen infolge der ungeheuren Aufregung, in welche die Weiderinder durch die Annäherung der Bremsenfliege versetzt werden, gleichzeitig dadurch verursachter Rückgang im Nährzustande und in der Milchergiebigkeit der Tiere, Entwertung des Fleisches durch die Wanderung der Larven im Tierkörper und in der Umgebung der Dasselbeulen nebst Wertminderung der Haut infolge der Durchlöcherung sind, kurz zusammengefaßt, die von Jahr zu Jahr wiederkehrenden Begleit- und Folgeerscheinungen dieser Schmarotzerkrankheit. In England soll der jährliche Schaden, welchen die Dasselplage anrichtet, etwa 160 Millionen Mark betragen. Für Deutschland fehlen bislang derartige Erhebungen, obgleich es vom national-ökonomischen Standpunkte aus dringend geboten erscheint, dieser Frage einmal näher zu treten[1].

[1] Nach den neuesten Schätzungen beläuft sich für das Deutsche Reich der jährliche Schaden der Dasselplage auf etwa 6 Millionen Mark.

Nach allen angeführten Beobachtungen, und gestützt auf die einzelnen Begründungen, ziehe ich mit RILEY, KOCH, BARFOD usw. den Schluß, daß nicht die Larven, sondern die Eier der *Hypoderma bovis* von der Haardecke abgeleckt werden, und letztere erst im Innern der Wohntiere zur Larvenentwicklung kommen.

2. Die Larve des ersten Stadiums von Hypoderma bovis im submucösen Gewebe des Schlundes der Weidetiere.

Da von einigen Autoren bei Beschreibung der Dasselplage angegeben worden ist, daß der Schlund der Weiderinder infolge der in der Submucosa desselben stattfindenden Wanderung der *Hypoderma*-Larven hochgradig irritiert werde und mitunter um das Doppelte seines normalen Umfanges in Form einer Wurst oder in der Dicke eines Armes anschwelle, untersuchte ich vor der Schlachtung bei allen Weidetieren den Verlauf des Oesophagus an der linken Halsseite, konnte aber — trotzdem sich bei einzelnen Tieren nach der Schlachtung eine beträchtliche Invasion und eine starke ödematöse Schwellung in der ganzen Länge des Schlundes zeigte — zu Lebzeiten nie irgendeine auffallende Veränderung oder Schmerzhaftigkeit der Speiseröhre feststellen. Die durch den Reiz der eingewanderten Larven veranlaßten starken Ödeme des Schlundes hatten auch auf die physiologische Tätigkeit desselben — Abschlucken des Bissens, Wiederkäuen — keinen hemmenden Einfluß. Ob die infolge der hochgradigen Schwellung der Submucosa hervorgerufene Verengung oder Verlegung des Schlundlumens zur Blähsucht Veranlassung geben kann, war von mir wegen der Kürze der Beobachtungszeit an den Weidetieren nicht wahrzunehmen; daß sich aber derartige nachteilige Begleiterscheinungen einstellen können, ist nicht nur wahrscheinlich, sondern auch schon von andrer zuverlässiger Seite beobachtet worden.

Bei den innerhalb der Schwärmperiode der Hautbremsen geschlachteten Weidetieren wurde ganz besondere Sorgfalt auf die Untersuchung der Mucosa und Submucosa der Rachenhöhle verwandt. Wie schon SCHNEIDEMÜHL in seinem Sammelreferat über die Entwicklungsgeschichte der Bremsenlarven anführt, eignet sich die Rachenhöhle wegen der in ihrer Schleimhaut befindlichen Drüsen ganz besonders zum Einbohren, vorausgesetzt, daß die jüngsten Schmarotzer zum Eindringen in die Gewebe auf derartige physiologische Vorgebilde angewiesen sind. Aber nicht der Drüsenreichtum allein macht diesen Vorhof des Verdauungsschlauches der Larvenwanderung allem Anscheine nach besonders

günstig, sondern er bietet auch durch seine Schleimhautfalten geschützte Ruhepunkte, in denen sich die aufgenommenen Eier unter der Einwirkung von Feuchtigkeit — Speichel und Schleim — und Körperwärme zu Larven entwickeln können.

So günstig die Bedingungen in der Rachenhöhle für die Larvenentwicklung und Larvenwanderung erscheinen mögen, und außer SCHNEIDEMÜHL auch andre Autoren zu der Annahme verlockt haben, daß hier die von der Natur gegebene Stelle sei, an welcher das Ei zur Larve werde, und die letztere sich unter Benutzung der Schleimdrüsen einbohre, so wenig wird diese Vermutung durch die tatsächlichen Befunde bei geschlachteten Tieren bestätigt.

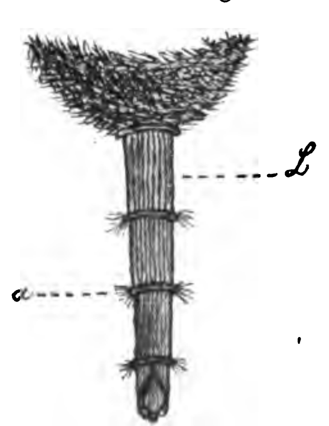
Weder von andern Beobachtern noch von mir sind beim Beginn der Schwärmzeit der Hautbremse unter der Schleimhaut der Rachenhöhle oder im submucösen Gewebe des vordersten Schlundteiles regelmäßig die jüngsten Lärvchen gefunden worden, dagegen waren in dem dem Magen zunächst gelegenen Schlundteile die im Anfangsstadium ihrer Entwicklung begriffenen Schmarotzer samt ihren Spuren bei sorgfältiger Untersuchung fast immer zuerst anzutreffen. Die Rachenhöhle kann deshalb auch nicht — trotzdem sie hierzu prädisponiert erscheint — als die Stelle betrachtet werden, an welcher sich die ausgeschlüpfte Larve zur Submucosa durchbohrt. Mit Rücksicht darauf, daß die vorerwähnten Befunde an keiner andern Stelle des Weidetieres früher gemacht werden, als in der Nähe der Einmündungsstelle des Schlundes in den Magen, erlangt die Annahme, die Larve dringe von hier aus durch die innerste Schicht des Verdauungskanals zur Submucosa durch, eine viel größere Berechtigung. Unterstützt wird diese Meinung noch dadurch, daß fast gleichzeitig mit dem ersten Auftreten der Larven im Magenendteile der Speiseröhre auch in den demselben zunächst gelegenen Teilen, der ersten Magenabteilung, dem Zwerchfell usw., jüngste Schmarotzer oder die von denselben verursachten, sulzigen, gelatinösen Ödeme gefunden werden. HINRICHSEN, RUSER und KOCH sind auf Grund ihrer Beobachtungen zu den gleichen Schlußfolgerungen gekommen, KOOREVAAR dagegen, der »trotz eifrigen und gewissenhaften Suchens« bei stark invasierten Tieren in zwei Sommern die Larven im Pharynx nicht hat antreffen können, aber einigemal im submucösen Gewebe der oberen Schlundlage jüngste Larven zur Sommerzeit — ein näheres Datum gibt er nicht an — gefunden hat, nimmt auf Grund dieses letzteren Befundes mit SCHNEIDEMÜHL an, daß die jüngsten Schmarotzer durch die Pharynxmucosa in die Submucosa des Oesophagus eindringen.

Die Bremsenfliege — Hypoderma bovis — mit besonderer Berücksichtigung ihrer Legeröhre.

Bevor auf die nähere Widerlegung der älteren Theorien von Meigen und Brauer und die eingehendere Begründung der neuesten Auffassungen über den Entwicklungsgang der Larve von *Hypoderma bovis* eingegangen werden kann, erscheint es zur Vollständigkeit dieser Arbeit erforderlich, ganz kurz die Beschreibung der Bremsenfliege zu streifen. Da dieses Insekt vielfach beschrieben worden ist, beschränke ich mich auf die zum Verständnis des Entwicklungsganges notwendigen Angaben, um ausführlicher auf das Organ der Fliege eingehen zu können, welches für die Widerlegung der alten Anschauungen von der größten Bedeutung ist.

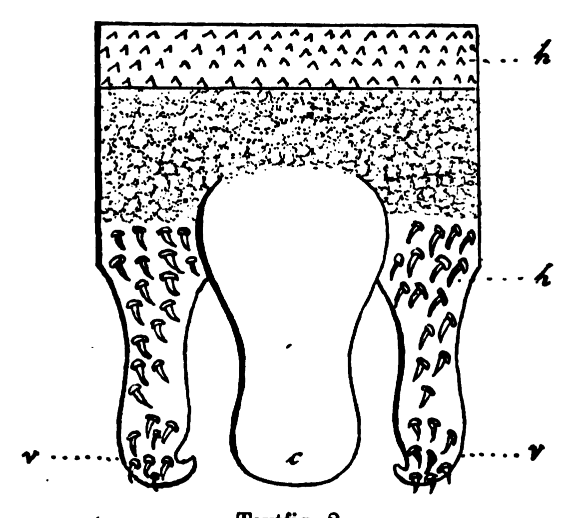
Die Rinderbremse, Bremsenfliege, Hautbremse, Biesfliege, Dasselfliege — *Hypoderma bovis* De Geer, *Oestrus bovis* — gehört zur Familie der Bies- oder Dasselfliegen — Oestridae —. Von allen Ochsenbremsen ist sie die verbreitetste in Europa und kommt je nach den Weideverhältnissen bald früh, bald spät — bei uns in Deutschland fast regelmäßig zwischen Juni und September — zur Entwicklung. Die Länge der Fliege beträgt 15—17 mm. Sie lebt nur einige Tage und nimmt während dieser Zeit keine Nahrung auf, sondern ist einzig und allein auf die Erhaltung ihrer Art bedacht.

Am fünften Ringe des Weibchens befindet sich, einem Fernrohre ähnlich (s. Textfig. 1), die aus vier Gliedern bestehende cylindrische Legeröhre *L*, welche fälschlich als Bohrer bezeichnet wird. Dieselbe ist hornig. In der Regel sind die drei letzten, nach hinten allmählich kleiner werdenden Glieder in das Anfangsglied eingezogen; erst beim Schwärmen schiebt das Weibchen die einzelnen Glieder der Legeröhre lebhaft ein und aus. Die Glieder selbst sind nackt, nur an den Verbindungsringen (Textfig. 1 *a*) und an dem vorletzten Gliede befinden sich Haare und Haardornen (Textfig. 2 *h*), welche mit ihren Spitzen nach hinten gerichtet sind. Das Ende des letzten Gliedes (Textfig. 2) läuft, bei starker Vergrößerung betrachtet, in



Textfig. 1.[1]
Nach Réaumur (stark vergrößert).

drei Anhänge (Textfig. 2 *v*, *c*, *v*) aus. Die beiden seitlichen Anhänge (Textfig. 2 *v*, *v*) verjüngen sich nach ihrem Ende hin, sind hakenförmig nach einwärts gebogen und greifen zangenartig gegeneinander. Der mittlere Anhang (Textfig. 2 *c*) dagegen ist breit und löffelförmig nach



Textfig. 2.
Nach Joly (stark vergrößert).

unten abgerundet. Die Oberfläche der Seitenteile, welche zusammen eine Zange darstellen, ist gleichfalls mit Haardornen (Textfig. 2 *h*) besetzt, deren Spitzen nach dem Ende der Legeröhre zeigen. Die Ränder sämtlicher Anhänge sind an ihrem hinteren Ende konvex.

1. Widerlegung der älteren Theorien.

Diese genaueren Untersuchungen des anatomischen Baues der Legeröhre der Bremsenfliege, welche im Jahre 1846 durch N. Joly beschrieben sind, und die exakten Beobachtungen beim Schwärmen des Insektes beweisen, übereinstimmend mit den von Clark und Brauer gegen Meigen angeführten Gründen, daß die Auffassung Meigens von dem Legeakt der *Hypoderma bovis* schon dem damaligen Standpunkte der Wissenschaft nicht mehr entsprach.

a. Die Theorie Meigens.

Nur bei oberflächlicher Betrachtung und infolge ungenügender Beobachtungen während der Schwärmzeit dieser Fliege war es möglich, daß Meigen die Legeröhre des Weibchens von *Hypoderma bovis* als

einen runden Hohlbohrer betrachtete, dem es wegen seiner Form und der Fähigkeit, die einzelnen Glieder vor- und zurückzuschieben, möglich sei, die Haut der Weiderinder zu durchbohren, um alsdann auf dem Grunde des Bohrkanals oder in demselben reife Eier abzulegen.

Das unter dem Namen »Biesen« bekannte wilde Gebahren der Weiderinder beim Herannahen des Insekts wurde von den Anhängern der alten Theorie als instinktive Furcht vor dem bevorstehenden Schmerz, den das *Hypoderma bovis*-Weibchen beim Einstechen in die Haut verursachen sollte, gedeutet und sprach, wenn auch nur scheinbar, der Erklärung MEIGENS das Wort. — Diese Deutung des Verhaltens der Weidetiere erscheint aus den verschiedensten Gründen nicht ganz richtig. Da die Hypodermenfliegen nicht stechen, aber in der gleichen Weise summen, wie andre wegen ihres Stiches gefürchtete Insekten, läßt sich die Furcht der Weidetiere beim Hören dieses Tones viel leichter erklären. Würde die Fliege stechen, dann müßte die mittels der Legeröhre — eines derartig ungeeigneten Instruments — ausgeführte Verwundung während der ganzen Dauer des Legeaktes eine außerordentliche Schmerzhaftigkeit hervorrufen, welche das gequälte Tier zu sofortigen Schmerzäußerungen und energischen Gegenmaßnahmen, wie Scheuern, Ausschlagen, Wälzen usw., veranlaßten. In bezug hierauf ist aber durch fortgesetzte, mühevolle Beobachtungen gerade das Gegenteil von dem vorher Gesagten festgestellt, nämlich daß das Weidetier nur solange die bekannte Unruhe und Angst zeigt, als das Summen das Herannahen der Bremsenfliege ankündigt; sobald sich das Insekt auf der Körperoberfläche des Rindes niedergelassen hat, äußert das letztere weder Schmerzempfindung, noch verrät es die geringste Unruhe, — sichere Zeichen dafür, daß der Legeakt ohne tätlichen Eingriff in die Haut, und ohne Schmerz zu verursachen, stattfindet. Bislang sind auch trotz der sorgfältigsten Untersuchungen von keinem Forscher Veränderungen auf der Haut der Weiderinder, — Anschwellungen, Verwundungen, Blutaustritte und Schorfbildung — wie man sie häufig nach Insektenstichen sieht, unmittelbar nach dem Schwärmen der Fliege beobachtet worden.

Der bei obiger Auffassung nach dem Legeakt zurückbleibende Bohrkanal, dessen Ränder infolge der eigenartigen Beschaffenheit des Bohrers unrein, d. h. zerfetzt sein müßten, wäre alsdann die geeignetste Eingangspforte für Mikroorganismen, die, begünstigt durch den Schmutz und die Secrete der Haut, eine heftige Eiterung veranlaßten. Auch die Eier selbst verursachten sehr bald als Fremdkörper in der Subcutis einen ständigen Reiz, der zur Entzündung des umliegenden

Gewebes und allmählich zur bindegewebigen Abkapselung der Eier — ähnlich der späteren Dasselbeule — führen müßte. Die nach dieser Richtung hin vorgenommenen Untersuchungen an Weidetieren, welche von Dasselfliegen heimgesucht waren, haben gleichfalls stets ein negatives Resultat gehabt.

Abgesehen von der Konstruktion der Endteile der Legeröhre, welche zum Bohren durchaus ungeeignet ist, macht es die dornenbesetzte Oberfläche einzelner Teile derselben der Bremsenfliege ganz unmöglich, in die außerordentlich widerstandsfähige und ungewöhnlich dicke Cutis einzudringen. Wollte man es aber dennoch annehmen, dann müßte zu dieser Verrichtung — zum Legeakt — in Anbetracht aller der erwähnten ungünstigen Umstände eine sehr lange Zeit erforderlich sein. Im Gegensatz hierzu stehen die zuverlässigen Beobachtungen Greves, nach welchen das Weibchen das Legegeschäft ohne großen Zeitaufwand besorgt, jedenfalls nicht solange auf der Oberfläche des Tieres verweilt, um die Haut durchbohren zu können. Greve gibt an, daß die Bremsenfliege beim Schwärmen einige Zeit über dem Weidetier schwebt, sich dann rasch niederläßt und ihre Eier ablegt. Diesen Akt soll sie etwa 12 mal innerhalb einer halben Stunde wiederholen.

Erwähnt sei außerdem, daß die Legeröhre von *Hypoderma bovis* in vollständig ausgestrecktem Zustande nur eine Länge von 4—5 mm hat, die Dicke der Rinderhaut aber etwa 10 mm beträgt; ein Eindringen der Legeröhre bis zur Subcutis ist somit auch aus diesem Grunde gänzlich ausgeschlossen. Noch unwahrscheinlicher wird diese Theorie, wenn man berücksichtigt, daß gerade die Partien der Haut, welche sich das Weibchen nach Meigens Meinung zum Legeakt auswählt, — Rücken, Lende und Kruppe —, das sog. Kernleder liefern, also am dicksten und widerstandsfähigsten sind. Abgesehen davon, daß sich an diesen Stellen das Rind am leichtesten mittels seines Schwanzwedels lästiger Fliegen erwehren könnte, hat die Beobachtung zuverlässiger Forscher gelehrt, daß sich die Bremsenfliege gar nicht an den von Meigen erwähnten Körperstellen, an welchen später die Larven in den Dasselbeulen zum Vorschein kommen, zum Legeakt während des Schwärmens niederläßt, sondern an weit von diesen Stellen entfernt liegenden Körperteilen, an den Beinen, Fersen usw., ihre Eier ablegt.

Form und Bau der Anhängsel der Legeröhre von *Hypoderma bovis* deuten in Übereinstimmung mit den beim Schwärmen der Fliege gemachten Beobachtungen bestimmt darauf hin, daß die Aufgabe der Endteile, speziell die der Zangen, lediglich darin besteht, das beim Legeakt aus dem Mittelstück — dem Löffel (Textfig. 2 *c*) — austretende Ei

so lange festzuhalten, bis der passende Augenblick zum Ablegen desselben gekommen ist. Zur Bestätigung hierfür sei angeführt, daß BRAUER bei einem während des Schwärmens eingefangenen *Hypoderma bovis*-Weibchen beobachtete, wie es ein aus der Legeröhre bereits ausgetretenes Ei mit den Zangenästen festhielt.

Wenn trotzalledem die MEIGENsche Theorie richtig wäre, dann müßten jedenfalls in den Monaten direkt nach dem Schwärmen der Fliege — von Juni bis November — entweder Eier oder ausgeschlüpfte Larven im jugendlichsten Stadium in großer Zahl in der Subcutis gefunden werden; um so mehr müßte dies der Fall sein, als MEIGEN die aktive Wanderungsfähigkeit der jungen Larven nicht kannte, sondern von denselben im jüngsten Stadium ebenso wie BRAUER einen monatelangen Ruhezustand unter der Haut — im subcutanen Gewebe — voraussetzte. Diesbezügliche Befunde sind aber bislang nicht gemacht worden. Die sehr wenigen Ausnahmefälle von dem Auffinden ganz vereinzelter junger Larven der *Hypoderma bovis* in der Subcutis des Rindes vom Monat November an können nicht als Unterlage hierfür betrachtet werden.

Den schlagendsten Beweis gegen MEIGENS Annahme liefert die in den letzten Jahren gemachte Beobachtung, daß nach dem Schwärmen der Fliege Monate hindurch die jungen Larven in den verschiedensten innersten Körperteilen, wohin sie nur per os des Rindes gelangen können, regelmäßig und zahlreich gefunden werden.

Hätte das *Hypoderma bovis*-Weibchen die Aufgabe, mittels Einbohrens seine Eier in die Subcutis des Rindes zu betten, dann wäre ihm zur Erfüllung seiner Mutterpflichten — zur Erhaltung seiner Art — auch die erforderliche Ausrüstung zuteil geworden; so weist uns aber nicht nur die beim Schwärmen der Fliege gemachte Beobachtung und der Bau der Legeröhre, sondern auch die eigenartige Beschaffenheit des Eies dieses Insektes auf eine ganz andre Deutung des Legeaktes hin.

b. Die Theorie BRAUERS.

Nach BRAUER, JOLY u. a. sind die Eier der *Hypoderma bovis* von länglicher, elliptischer und flachgedrückter Form (Textfig. 3). Sie haben eine Länge von 1,25 mm und sind von einer dicken, widerstandsfähigen Schale umgeben. Die Farbe der Eier ist weiß, im höchsten Reifestadium sieht man die im Ei eingebettete Larve durchscheinen. Am hinteren Eipole befindet sich ein dicker, bräunlicher und klebriger Anhang, der nach BRAUER in der Mitte eine Längsfurche hat und nach RILEY aus zwei Lappen — den Haftapparaten — besteht (Textfig. 3 *a*).

Mit Hilfe der beim Schwärmen der Fliege gemachten Beobachtungen stützen CLARK und BRAUER auf diesen eigentümlichen Bau der Eier den ersten und bislang auch unbestrittenen Teil ihrer Theorie, nach welchem die Bremsenfliege Eier legt und diese Eier während des Legeaktes an die Haut oder Haare der Weidetiere klebt. Auch die späteren Beobachtungen haben dies bestätigt und des weiteren gelehrt, daß das Weibchen von *Hypoderma bovis* mit Vorliebe seine Eier an die Haare der Beine, der Keulen, der Weichen und der unteren Bauchgegend der Weidetiere befestigt. Die Bauart und die Struktur der Eier unterstützen diese Beobachtung in vollem Maße. Der am hinteren Pole des Eies befindliche Aufsatz (Textfig. 3 *a*) tritt, wie von BRAUER durch das Ausdrücken eines Eierstockes festgestellt worden ist, beim Eierlegen zuerst aus der Legeröhre und ist infolge dieses Umstandes, besonders aber mit Hilfe seiner zweilappigen, klebrigen Beschaffenheit ganz dazu geeignet, sich um die Haare zu legen und daran festzuheften. Die Festigkeit der Eihülle, welche das Ei gegen von außen einwirkende Schädlichkeiten hinreichend zu schützen vermag, und die Ähnlichkeit der Eier von *Hypoderma bovis* mit den *Gastrophilus*-Eiern, welche man immer an die Haarspitzen geklebt findet, bekräftigen die Richtigkeit der BRAUERschen Auslegung. Berücksichtigt man hierbei noch den Bau der Legeröhre der weiblichen Fliege und die Kürze der Zeit, welche dieselbe beim Legeakt auf dem Wohntiere verharrt, dann wird auch der letzte Zweifel an der Richtigkeit dieses ersten Teiles der BRAUERschen Theorie schwinden müssen.



Textfig. 3.
Nach BRAUER (stark vergr.).

Zur Zeit des Schwärmens bzw. beim Legeakt ist die Larve in der Eihülle bereits vollständig entwickelt. Verschiedene Beobachter wollen sogar in einigen Fällen gesehen haben, daß die junge Larve im direkten Anschluß an den Legeakt aus ihrer Hülle schlüpfte, ja sogar ohne Eihülle geboren wurde. Dies sind jedoch seltene Ausnahmen. Zuverlässige Beobachtungen über die Zeit, innerhalb welcher aus den an die Haardecke der Wohntiere geklebten Eiern die Larven schlüpfen, fehlen bislang, auch ist es noch keinem Forscher gelungen, aus den Eiern, mit welchen die verschiedensten Versuche gemacht worden sind, Larven zu züchten. Während einerseits die Festigkeit und Stärke der Eihaut mit aller Wahrscheinlichkeit darauf hindeuten, daß die Eier, bevor die Larven ausschlüpfen, vielleicht längere Zeit äußeren Einflüssen ausgesetzt sein mögen, die sie ohne diesen Schutz vernichten

würden, legt anderseits der bei der Eiablage bereits vollentwickelte Zustand der Larven die Vermutung nahe, daß die letzteren sich schon in ganz kurzer Zeit ihrer Eihülle entledigen können. Faßt man beide Gesichtspunkte zusammen, dann wird man zu der Meinung kommen müssen, daß im Falle der Einwirkung der erforderlichen günstigen Umstände die Larve sehr bald das Ei verläßt, in Ermangelung derselben aber das Ei durch seine dicke Schale auch geeignet sein wird, ohne Schaden solange an den Haaren haften zu können, bis sich die für das Ausschlüpfen der Larve notwendigen Bedingungen einstellen. Brauer sagt hierüber, daß mit dem Eierlegen eine Periode des Lebens der Hautbremsen beginnt, welche in völliges Dunkel gehüllt ist, und hinsichtlich der jungen, eben ausgeschlüpften Larven bemerkt er, daß es Aufgabe der zukünftigen Untersucher sei, diese auf ihrer ersten Wanderung zu überraschen.

Trotzdem Brauer in seiner Beschreibung der Oestriden zugesteht, daß ihm das erste Stadium und seine Dauer von der Larve der *Hypoderma bovis* unbekannt geblieben sei, nimmt er an, daß das Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei auf der Körperoberfläche des Wohntieres erfolgt, und daß diese jüngsten Larven alsdann die Haut durchbohren, um in das subcutane Gewebe, ja bis in die Hautmuskeln und bis in die Fascien der oberflächlichen Rückenmuskeln zu gelangen. Die durchbohrte Hautstelle soll sich nach seiner Ansicht sehr bald wieder spurlos schließen, die Larve selbst aber im Unterhautbindegewebe in Ruhe und vorerst ohne jede Weiterentwicklung die längste Zeit ihres Lebens, etwa 7 bis 8 Monate, verbleiben. Eine Irritation des Gewebes finde, da die Larve nicht wandere, sondern an der Einbohrstelle liegen bleibe und außerdem fast nackt sei, also eine glatte Oberfläche habe, nicht statt.

Da Brauer diese Wahrscheinlichkeitstheorie von dem Entwicklungsgang der Larve von *Hypoderma bovis* vorwiegend mit dem anatomischen Bau der ihm bereits bekannten Larve des ersten Stadiums von *Hypoderma Diana*, welche beim Hirsche und Rehe vorkommt, begründet, muß zum besseren Verständnis der Brauerschen Schlußfolgerungen eine kurze Beschreibung der von ihm angezogenen Teile dieser Larve vorausgeschickt werden.

Brauer stützt seine Theorie in erster Linie auf die Beschaffenheit des Mundapparates der Larve, dem er mit Recht die Fähigkeit zuschreibt, Gewebe durchbohren zu können. Die Mundwerkzeuge sitzen am vordersten Gliede der etwa 14 mm langen Larve. Die ventralwärts gelegene Öffnung für den Mund ist trichterförmig, oben ragt ein gerader

Spieß heraus, der auf einem im Schlunde verborgenen, queren Chitinbalken ruht. Neben dem Spieß liegt außerhalb zu beiden Seiten je ein Haken, welcher rechtwinklig gebogen ist, und dessen freie Spitze nach außen und unten sieht. Diese beiderseitigen Haken können so bewegt werden, daß sie mit dem Spieß in der Mitte parallel stehen und als eine Spitze verwendbar sind. Brauer zieht aus dem Bau dieser Mundteile den Schluß, daß, sobald die Haken mit dem Spieß parallel nach vorn gerichtet sind, ein Einstechen möglich sei, und daß, nachdem der Einstich geschehen, durch Abbiegen der Haken vom mittleren Spieß ein Rückschreiten verhindert und ein Vorschieben der Larve veranlaßt werde. Weiter müsse hierbei berücksichtigt werden, daß die Larve in dieser Entwicklungsperiode fadendünn sei, wodurch das Eindringen in die Haut erleichtert werde. Das Einbohren soll im Spätsommer, jedenfalls aber noch vor dem Herbsthaarwechsel der Tiere stattfinden. Brauer fand 7—8 Monate nach dem Schwärmen der Fliege Larven von *Hypoderma Diana* frei — also nicht eingekapselt — im Unterhautzellgewebe und Hautmuskel eines Rehes. In der Nähe des Analendes der Larven zeigte weder die Haut noch die Fascie des Muskels eine Öffnung. Diesen Befund zieht Brauer irrtümlich mit zur Begründung seiner Annahme heran. Einige eifrige Anhänger seiner Lehre wollen außerdem noch beobachtet haben, daß die *Hypoderma bovis*-Fliege instinktiv dünnhäutige Weidetiere, bei welchen die Bohrtätigkeit für die schwache Larve viel leichter sei, zur Erhaltung ihrer Art aussuche.

Dies ist der zweite Teil der Lehre Brauers, dem sich alle namhaften Gelehrten mit nur geringen Meinungsverschiedenheiten (Stricker, Boas usw.) angeschlossen hatten, und der auch nahezu allgemein fast bis zum Ende des vorigen Jahrhunderts als richtig anerkannt wurde.

So einwandsfrei der erste Teil der Brauerschen Theorie erscheint, so viele Gegengründe und Gegenbeweise lassen sich seinen weiteren Schlußfolgerungen, die er aus dem Entwicklungsgange der Larve von *Hypoderma Diana* zieht und auf die ihm gänzlich unbekannte Larve des ersten Stadiums von *Hypoderma bovis* überträgt, entgegenstellen. Ganz abgesehen davon, daß der Lebensgang von *Hypoderma Diana* auch noch mancher Klarstellungen bedarf, Brauer sich also auf zum Teil unsichere Voraussetzungen stützt, bringt er für seine Mutmaßungen über den Aufenthalt des jüngsten Stadiums der Larve von *Hypoderma bovis* weder durch Versuche noch durch Beobachtungen irgendwelche überzeugende Beweise.

Vorerst erscheint es nicht nur fraglich, sondern, wie aus dem später Gesagten hervorgehen wird, sogar höchst unwahrscheinlich, daß die

Larven von *Hypoderma bovis* auf der Körperoberfläche der Wohntiere aus den Eihüllen schlüpfen. Schon der Umstand, daß es trotz der häufigen und eifrigsten Bemühungen weder ihm, dem bedeutendsten Forscher auf diesem Gebiete, noch einem andern bislang gelungen ist, junge Larven auf der Körperoberfläche von Weidetieren zu entdecken, obgleich sie sowohl wegen ihrer Größe als auch ihrer großen Zahl, welche durch die massenhafte Eiablage — angeblich vier bis fünf Eier an einem Haare — bedingt ist, bei sorgfältiger Untersuchung schon dem bloßen Auge nicht hätten entgehen können, läßt es als wahrscheinlicher erscheinen, daß die Larven nicht auf der Hautfläche der Rinder aus den Eiern schlüpfen. — Eine gewisse Bestätigung findet diese Annahme dadurch, daß bisher alle Versuche, die Eier der Bremsenfliege künstlich — vielleicht würde man besser sagen außerhalb des Körpers der Wohntiere — zur Larvenentwicklung zu bringen, fehlgeschlagen sind. Einige von mir zur Begründung der neuesten Auffassungen über den Lebensgang des ersten Stadiums der *Hypoderma bovis*-Larve ausgeführte Versuche, die ich später eingehend beschreiben werde, geben einen Anhalt dafür, daß auf der Haardecke des Rindes manche Bedingungen fehlen, welche zur Entwicklung der Larve aus dem Ei erforderlich erscheinen. Weist uns schon die widerstandsfähige Eihülle darauf hin, daß das Ei hinreichend ausgerüstet ist, um ohne Einbuße abwarten zu können, bis der Moment kommt, der es in das zu seiner Weiterentwicklung geeignete Medium bringt, so gibt uns einen weiteren diesbezüglichen Fingerzeig die neuerdings hervortretende Auffassung über die im Inneren des Wohntieres stattfindende Entwicklung der den Bremsenlarven verwandten *Gastrophilus*-Larven aus dem Ei. Wir werden vermutlich nicht die Haut und Haardecke, sondern ganz andre Körperteile der Wirte als die Stellen zu betrachten haben, welche für die Entwicklung der Larve aus dem Ei geeignet sind.

Wenn auch zugegeben werden kann, daß die Larven mittels ihrer Mundwerkzeuge befähigt sind, sich in Gewebe einzubohren, so muß doch bezweifelt werden, daß diese Fähigkeit der jüngsten Larven so weit geht, um die außerordentlich widerstandsfähige Cutis der Rinder durchdringen zu können, und zwar an den Hautstellen, die am dicksten und festesten sind. Obgleich man einen ähnlichen Vorgang bei den neugeborenen Larven der Gattung *Oestromyia*, welche die Dasselkrankheit der Mäuse verursacht, beobachtet hat, so lassen sich aus dieser Beobachtung doch nicht ohne weiteres die gleichen Konsequenzen für den Entwicklungsgang der jungen Larven von *Hypoderma bovis* ziehen.

Daß die Bremsenfliege, damit die Larve sich leichter einbohren

kann, vorwiegend dünnhäutige Tiere zur Eiablage auswählt, ist zwar eine etwas eigenartige Behauptung, sie wird aber dessenungeachtet von einigen Anhängern der BRAUERschen Theorie angeführt. Das Resultat der von mir zur Aufklärung dieser Frage an nahezu 1000 Rinderfellen in den Häutesalzereien der Schlachthöfe zu Leipzig und Göttingen vorgenommenen Untersuchungen stimmt mit obiger Mutmaßung nicht überein. Die Dasselbeulen finden sich nicht nur in gleicher Zahl sowohl bei dünnhäutigen als auch bei dickhäutigen Tieren, sondern sind wie immer am zahlreichsten an den dicksten Hautstellen — Rücken- und Lendengegend — vorhanden. Das häufigste Vorkommen der Dasselbeulen gerade an diesen Stellen spricht gleichfalls gegen das Einbohren der jüngsten Larven in die Haut, denn nach den schon früher angeführten Beobachtungen setzt die Bremsenfliege ihre Eier gar nicht an diesen Körperteilen, sondern an den weit davon entfernt gelegenen Weichen, Beinen usw., ab, demzufolge müßten die jungen Larven entweder auf der Oberfläche bzw. Haardecke des Tierkörpers bis zur Lendenpartie wandern und dann hier in die Haut eindringen, oder sie wären genötigt, sich sofort an der Legestelle in die Haut einzubohren und subcutan den weiten Weg bis zum Rücken zurückzulegen. Das erstere ist kaum möglich und nie beobachtet worden, das letztere aber, da man weder direkt noch innerhalb der nächsten Monate nach der Schwärmzeit Larven oder Larvenspuren in der Subcutis entdeckt hat, höchst unwahrscheinlich. Da der Bohrakt mit Rücksicht auf die zarten Mundwerkzeuge der jüngsten Larven ganz gewiß längere Zeit in Anspruch nehmen würde, müßten nach der Schwärmzeit der Bremsenfliege die Larven auf der Haut oder im Bohrkanal der Haut unbedingt zu finden sein. Derartige Wahrnehmungen sind aber noch nicht gemacht worden. Selbst wenn man während der Schwärmzeit durch Beobachtung den Zeitpunkt des Ablegens der Eier genau feststellen konnte, so kam doch nach diesem Akt eine Zeit von etwa 6 Monaten, innerhalb welcher der Parasit ganz und gar verschwunden war. BRAUER nennt diese Periode das Stillstandsstadium der Larve. Da derselbe weiter annimmt, dieser Ruhezustand finde im subcutanen Gewebe der Wohntiere statt, so müßten doch innerhalb dieser langen Zeit unter allen Umständen hier Larven vorhanden sein. Dies ist jedoch auch nicht der Fall.

Wenn BRAUER zur weiteren Begründung seiner Auffassung anführt, die jüngste Larve von *Hypoderma bovis* sei wahrscheinlich wie die von *Hypoderma Diana* nackt und könne infolgedessen leicht und ohne Irritation des sie umgebenden Gewebes in die Subcutis zur Ruhelage eindringen, so sind dies gleichfalls Irrtümer, die neben den bereits be-

sprochenen durch die Begründung der neuen Theorie in der Weise berichtigt werden, daß die jüngsten Larven von ***Hypoderma bovis*** nicht die Haut der Wohntiere durchbohren, sondern durch eine andre Eingangspforte in die innersten Organe derselben eindringen, daß sie im ersten Stadium nicht ruhen, sondern zu ihrer Selbsterhaltung wandern müssen, daß sie im Anschluß an die Schwärmzeit nicht im subcutanen Gewebe, sondern an ganz andern inneren Körperstellen zu finden sind, daß ihre Oberfläche nicht nackt, sondern vollständig bedornt ist, und daß sie auf ihrer Wanderung die Gewebe in der heftigsten Weise irritieren.

c. Die Modifikationen der Lehre Brauers von Stricker und Boas.

Stricker modificiert das Eindringen der jüngsten Larven in die Haut in der Weise, daß er auf Grund seiner mikroskopischen Untersuchungen der Dasselbeulenwandungen annimmt, die Hypodermenbrut benutze als Weg durch die Haut physiologische Vorgebilde, nämlich die Haartaschen, die sich mit Hilfe der Hypertrophie ihrer Wände allmählich der Entwicklung der Larve anpaßten. Brauer selbst zieht diese Modifikation in Zweifel, denn er hält die Haartaschen zum ersten Sitz der immerhin einige Millimeter großen Hypoderma-Larven für viel zu klein und meint weiter, daß es wegen der Größe der Larven bei dem dicht gedrängten Stand der Haartaschen nicht zu vermeiden sei, wenn die eine oder andre Haartasche zufällig mit in den Bereich des Bohrkanals gezogen werde. Gelegentlich der Beschreibung der Dasselbeulen (S. 702) werde ich auf die Darlegungen Strickers noch einmal zurückkommen und mit Hilfe meiner mikroskopischen Befunde deren Haltlosigkeit näher zu begründen suchen.

Boas stellt sich im allgemeinen gleichfalls auf den Standpunkt Brauers, weicht jedoch darin ab, daß er nicht unbedingt an dem Stillstandsstadium der jüngsten Larven von *Hypoderma bovis* in der Subcutis festhält, sondern zugibt, daß ausnahmsweise die Larven sowohl im subcutanen Gewebe als auch nach tiefer gelegenen Stellen des Wohntierkörpers wandern können. Diese abweichende Meinung von Boas neigt schon ein wenig den neueren Anschauungen über die aktive Wanderung dieses Larvenstadiums zu; soweit Boas aber den Auffassungen Brauers über das Eindringen der Parasiten in die Haut huldigt, gelten zu deren Widerlegung die bereits angeführten Gründe.

2. Die neueren Forschungen mit ihren Schlußfolgerungen über die Wanderung der Larve von Hypoderma bovis im Körper des Rindes.

Die Ergebnisse der exakten Fleischbeschau vom Jahre 1884 bis jetzt haben die Hypothese BRAUERS mit all' ihren Modifikationen über den Entwicklungsgang der Larve von *Hypoderma bovis* stark ins Wanken gebracht und zum großen Teil die Aufgabe, welche BRAUER selbst an die zukünftigen Untersucher stellte, erfüllt; denn durch dieselben wird das Dunkel, in welches bislang die jugendlichste Form der *Hypoderma bovis*-Larve gehüllt war, immer mehr gelichtet und über den Entwicklungsgang dieser Larve im ersten Stadium eine Auffassung angebahnt, deren Richtigkeit durch das von Tag zu Tag zunehmende Beweismaterial weiter bestätigt wird.

Zur Vervollständigung des Bildes von der Metamorphose der *Hypodermen*-Larven erinnere ich kurz an folgende Tatsachen. Die Häutung der Larven vollzieht sich, während sie als Parasiten im Wohntiere leben, zweimal, und, diesen Häutungen entsprechend, unterscheidet man dreierlei Larvenformen oder Stadien. An den Verschiedenheiten in bezug auf Größe, Aufenthaltsort, Bau, Farbe und Körperoberfläche lassen sich die einzelnen Stadien voneinander unterscheiden. Die Häutung der Hypodermenlarven soll in der Weise vor sich gehen, daß sich die alte Haut nicht gegen das Hinterende, sondern gegen das Kopfende hin zusammenschiebt und dann zusammengefaltet abfällt. Das erste Stadium beginnt mit dem Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei und endigt nach etwa 7—8 Monaten mit der ersten Häutung. Das zweite Stadium hat eine Zeitdauer von etwa 1 Monat. In dem nach der zweiten Häutung folgenden dritten Stadium erreichen die Larven ihre volle Größe und nehmen zuletzt eine ganz veränderte Farbe an. In diesem Stadium verbleibt die Larve etwa 2—3 Monate, alsdann verläßt sie das Wohntier und verwandelt sich innerhalb der nächsten 2—3 Tage in die Puppe oder Tonne. Nachdem dieselbe ungefähr 30 Tage in der Erde zugebracht hat, entwickelt sich aus ihr die bereits beschriebene Bremsenfliege.

Durch die mit der Fleischbeschau verbundenen Untersuchungen der einzelnen Gewebe und Organe des Tierkörpers sind innerhalb der letzten 20 Jahre in zahlreichen Fällen von HINRICHSEN, HORNE, CURTICE, JENSEN, RUSER, KOOREVAAR, NEUMANN, SCHNEIDEMÜHL und KOCH je nach dem Zeitpunkte der vorgenommenen Untersuchung in und an der Oesophaguswand, am Mageneingang, unter

dem Brust- und Bauchfell, in der Milz und der Nierenkapsel, im Fett zwischen Dura mater und dem Periost des Wirbelkanals der Weiderinder junge Larven gefunden worden, die zu weiteren Forschungen, speziell aber wegen ihrer Ähnlichkeit zu einem Vergleich mit den bereits bekannten ersten Stadien andrer Hypodermenlarven herausforderten. Bevor ich auf die Ergebnisse meiner eignen diesbezüglichen Untersuchungen näher eingehe, lasse ich vorerst eine kurze Inhaltsangabe der neueren Veröffentlichungen und der von den angeführten Autoren daraus gefolgerten Schlüsse über den Entwicklungsgang der Larve vorangehen.

Bereits im Jahre 1884 fand Kreistierarzt Hinrichsen in Husum im subperiostalen Fett des Wirbelkanals eines Ochsen einen an dieser Stelle bislang gänzlich unbekannten Parasiten in Form einer Larve. Dieselbe lag nach seiner Angabe vollkommen frei im Fettgewebe, und ihre Umgebung zeigte im Gegensatz zu den späteren Beobachtungen andrer Forscher keine pathologischen Veränderungen. Eine nähere mikroskopische Beschreibung dieser Larve gibt Hinrichsen nicht, er beschreibt nur seinen makroskopischen Befund, zieht aber schon damals die bisherige Anschauung über den Lebensgang der Larve von *Hypoderma bovis* in Zweifel. Eine vollständig neue Ansicht über die Entwicklung dieser Larve wurde erst angebahnt, als Hinrichsen nach wiederholten Befunden und Untersuchungen trotz manches Widerspruches im Jahre 1888 behauptete, daß es sich hier um das bisher unbekannte erste Stadium der Larve von *Hypoderma bovis* handle. Er stützt seine Annahme vorwiegend auf ein angebliches Urteil von Brauer und begründet dieselbe außerdem mit Hilfe der Ähnlichkeit dieses Parasiten mit der Larve von *Hypoderma bovis* im zweiten Stadium des weiteren damit, daß die Zahl der im Wirbelkanal zu findenden Larven mit der Zahl der später auftretenden Dasselbeulen nahezu übereinstimmt und zuletzt mit dem Zeitpunkte des Auftretens dieses Schmarotzers im Fett des Wirbelkanals. Hinrichsen zieht alsdann den weiteren Schluß, daß die Eier bzw. die dem Ei entschlüpften Larven durch die Maulhöhle, den Magen und den Darm ihres Wirtes nach dem Wirbelkanal gelangen, um nach 5 bis 6 monatelangem Aufenthalt daselbst bis unter die Haut zu wandern. Zu dieser Wanderung sollen die seitlichen Wirbellöcher als willkommene Durchgangsöffnungen benutzt werden.

Eine teilweise Begründung findet diese Auffassung durch seine Befunde. Offen bleiben die Fragen, ob es die Eier oder die Larven sind, welche das Wohntier aufnimmt, wo sie sich zuerst im Verdauungskanal festsetzen, welchen Weg die Larven zu ihrer Wanderung nach dem

Wirbelkanal einschlagen und welche Gewebe der Parasit, nachdem er die Wirbellöcher verlassen hat, durchquert, um zur Subcutis zu gelangen. Außerdem hat HINRICHSEN nicht zweifellos nachgewiesen, daß es sich bei seinen Befunden um das erste Larvenstadium von *Hypoderma bovis* handelt.

Als zweiter auf dem Gebiete dieser Forschungen erscheint HORNE-Christiania, der unabhängig von HINRICHSENS Beobachtungen im Jahre 1894 nicht nur im Wirbelkanal, sondern auch subserös in der Brust- und Bauchhöhle und in einzelnen darin gelegenen Organen das Vorhandensein ähnlicher Larven innerhalb kürzerer oder längerer Zeit nach dem Schwärmen der Bremsenfliege festgestellt hat. Er beschreibt mit Hilfe mikroskopischer Untersuchungen eingehender als HINRICHSEN die Larve, welche nach seinen Beobachtungen weitgehende Wanderungen im ganzen Tierkörper macht, den Wirbelkanal aber als normalen Aufenthaltsort wählt. Von hier aus sollen die Schmarotzer durch die Wirbellöcher zwischen den Dornfortsätzen, den Muskeln und den Aponeurosen nach dem Unterhautbindegewebe ihren Weg nehmen. Die angeblich von ihm in diesen Geweben gefundenen Larvengänge und die ödematöse Beschaffenheit der Rückenmuskulatur haben HORNE zu dieser Annahme geführt. Der HINRICHSENschen Invasionstheorie der Larve per os kann er nicht beistimmen, sondern er neigt zu der Ansicht, daß die Larven durch die Haut in den Körper des Wohntieres eindringen und begründet dies mit dem häufigen Auffinden derselben im Bindegewebe, Fettgewebe oder längs der Fascien, die mit der Haut und dem subcutanen Gewebe in Verbindung stehen.

Die Frage über das Eindringen der Larve in den Tierkörper beantwortet HORNE demnach mit der bekannten BRAUERschen Theorie, läßt dagegen unaufgeklärt, auf welche Weise die Larve zur Schlundwand und von derselben zum Wirbelkanal gelangt. Die von ihm gegebene Beschreibung der Larve gibt keine Gewißheit darüber, daß es sich tatsächlich um das erste Stadium von *Hypoderma bovis* handelt.

COOPER-CURTICE, der sich speziell mit der Erforschung der in Amerika bei Weiderindern vorkommenden *Hypoderma lineata* beschäftigte, und JENSEN waren diejenigen, welche zuerst auf das Vorkommen kleinster Larven in der Oesophaguswand von Weidetieren aufmerksam machten. Der erstere fand im Herbste des Jahres 1890 die Parasiten zwischen der Schleimhaut und der Muskelhaut des Schlundes, Ende Februar waren dieselben samt den durch sie verursachten entzündlichen Veränderungen aus demselben verschwunden und zeigten sich nunmehr unter der Rückenhaut. — Er folgert aus seinen Beobachtungen, daß

die Eier oder die Larven verschluckt werden, und die von ihrer Eihülle befreiten Larven alsdann von der Schlundwand aus zur Rückengegend wandern.

Auch CURTICE, dessen Angaben sich nicht auf *Hypoderma bovis*, sondern auf *Hypoderma lineata* beziehen, weshalb sie auch nur unter Vorbehalt hier zu verwerten sind, kommt nicht über die Frage hinaus, ob und wie das Ei oder die bereits ausgeschlüpfte Larve in das Innere des Wohntieres gelangt und von ihrem ersten Sitz, der Speiseröhre, aus unter die Haut der Rücken- und Lendengegend wandert.

RUSER-Kiel hat im Jahre 1895 auf HINRICHSENS Anregung gleichfalls diesbezügliche sehr exakte Untersuchungen bei geschlachteten Weidetieren vorgenommen und dabei im epiduralen Fett des Wirbelkanals, welches an diesen Stellen ödematös durchtränkt war, kleine Larven entdeckt. Auch im Wirbelkanal fand er Larven, welche nach seiner Ansicht ihre Auswanderung vorbereiteten, denn sie hatten schon Querstellungen angenommen und waren bereits in die Zwischenwirbellöcher vorgedrungen. RUSER nimmt an, daß die Larven von hier aus mit Hilfe ihrer Bewaffnung und Bewegungsfähigkeit die Wanderung bis zur Rückenhaut fortsetzen. Seine späteren mit dem Tierarzt KLEPP gemeinsam vorgenommenen Untersuchungen ließen ihn in zahlreichen Fällen auch Larven in der Schlundwand von Weidevieh entdecken, die in Übereinstimmung mit den Befunden andrer Beobachter zwischen Muscularis und Mucosa gelagert waren und das sie umgebende Gewebe stark ödematös verändert hatten.

Nach seinen weiteren Wahrnehmungen ist er allmählich zu der Überzeugung gekommen, daß die Aufnahme der *Oestrus*-Larven durch die Maulhöhle erfolgt, daß dieselben nach Durchbohrung des Schlundes oder, wie er sich ausdrückt, vom »Anfangsverdauungsschlauch« aus durch das mediastinale Fettgewebe im Verlaufe der Gefäße und Nerven zur Wirbelsäule und von dort durch das intermuskuläre Bindegewebe der Rückenmuskeln bis in die Subcutis weiter wandern.

Sehr wertvolle und außerordentlich genaue Angaben macht KOOREVAAR-Amsterdam in den Jahren 1896 und 1898 über die Frage, ob die Parasiten aus dem Wirbelkanal des Rindes unwiderleglich die Larven von *Hypoderma bovis* sind. Die von HINRICHSEN, RUSER u. a. für die Identität dieser Larven gebrachten Gründe betrachtet er nicht als beweiskräftig genug. Durch die Übertragung von spinalen Larven eines Rindes unter die Haut einer Ziege, die zur Entwicklung kamen, und aus deren Puppen er die *Hypoderma bovis*-Fliege züchtete, gelang es ihm, den bislang einzigen experimentellen Nachweis dafür zu erbringen,

daß der im Rückenmarkfett der Weidetiere gefundene Parasit ein Larvenstadium von *Hypoderma bovis* ist. Um die Fähigkeit der Larven zur aktiven Wanderung zu beweisen, brachte er die im Fett des Wirbelkanals gefundenen Schmarotzer unter die Haut von Hunden. Die nach der Schlachtung derselben vorgenommene Untersuchung ergab, daß die Parasiten außerordentlich beweglich sind und schon in ganz kurzer Zeit ihren Weg nach den verschiedensten inneren Körperteilen nehmen können. KOOREVAARS Larvenübertragungen per os haben ein negatives Ergebnis gehabt. Durch seine zahlreichen Untersuchungen von Schlunden geschlachteter Weidetiere konnte er feststellen, daß schon während der Schwärmzeit der Bremsenfliege kleinste Larven in der Oesophaguswand, zum Teil auch in der Nähe der Rachenhöhle zu finden sind. — Einige Wochen oder Monate später traf er diese Lärvchen, zwischen Muscularis und Mucosa gebettet, in der ganzen Länge des Schlundes vom Pharynx bis zur Cardia an. In einer noch späteren Zeit wurden sie bereits auf der Außenseite der Muskelschicht des Schlundes und im epiduralen Fett des Wirbelkanals wahrgenommen.

Durch diese Befunde befestigte sich bei KOOREVAAR die Meinung, daß die Aufnahme der Larven durch die Maulhöhle stattfinden muß. Die Parasiten sollen sich alsdann durch die Pharynxmucosa bohren, in das submucöse Bindegewebe des Oesophagus gelangen und von hier aus ihren Weg durch den ganzen Körper bis zur Rückenhaut nehmen. Bei Kälbern und Jungvieh will KOOREVAAR verhältnismäßig mehr Larven gefunden haben, als bei älteren Tieren. Eine eingehende Beschreibung der sowohl in der Oesophaguswand als auch im Fett des Wirbelkanals gefundenen Larven hat KOOREVAAR nicht gegeben.

NEUMANN-Toulouse hat an ihm zugesandten Präparaten die von HINRICHSEN, RUSER, HORNE usw. im Wirbelkanal und unter der Haut von vorwiegend holsteinischen Weidetieren gefundenen Larven mikroskopisch genau untersucht und seine Wahrnehmungen im Jahre 1895 in der »Revue vétérinaire« veröffentlicht. Die von ihm gegebene Beschreibung stimmt bis auf einen Unterschied fast genau mit dem BRAUERschen Untersuchungsergebnisse über das erste Larvenstadium von *Hypoderma Diana* überein. Die Befunde weichen nur darin voneinander ab, daß BRAUER am vorderen Rand des zweiten Segmentes der zuletzt genannten Larve zwei Vorderstigmen festgestellt hat, die NEUMANN an seinem Präparat nicht wahrnehmen konnte.

NEUMANN kommt nach dem Ergebnis seiner Untersuchung zu der Meinung, daß es sich bei den in den innersten Körperteilen der Weide-

tiere gefundenen Larven nicht um *Hypoderma bovis*, sondern um *Hypoderma lineata* handelt. Nach seiner Ansicht nehmen die jüngsten Larven dieser Fliege ihren Weg durch die Haut zum Wirbelkanal und wandern von hier aus nach einem gewissen Zeitraum wieder zur Subcutis zurück.

Schneidemühl-Kiel bringt in einer ausführlichen Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der Bremsenfliege keine Ergebnisse eigner Forschungen, sondern gibt eine übersichtliche Darstellung der bis zum Jahre 1897 auf diesem Gebiete gemachten neueren Untersuchungen und der verschiedensten daraus abgeleiteten Ansichten, aus welchen er dann seine Schlußfolgerungen mit entsprechender Begründung zieht. Dieselben drückt er in dem folgenden Satze aus: »Ich bin deshalb jetzt zu der Ansicht gekommen, daß die Eier bzw. die Larven von den Rindern teils von der Haut, teils mit dem Futter vom Erdboden aufgenommen werden, und daß dann die Larven schon von der Rachenhöhle aus in das submucöse Bindegewebe des Schlundes eindringen, in demselben bis in die Nähe des Zwerchfells vorwärts kriechen, um von hier aus die Schlundwand zu durchbohren und alsdann den bereits geschilderten Entwicklungsgang (Mediastinum, Wirbelkanal, Subcutis) abzuschließen.«

Koch-Silkeborg faßt in seiner hervorragenden Abhandlung vom Jahre 1903 über die Entwicklung der Larve von *Hypoderma bovis* und ihre Wanderung durch den Tierkörper die über dieses Thema in den Fachschriften bereits vorhandenen Veröffentlichungen zusammen, um sie an passender Stelle beim Vergleich mit seinen eignen vielseitigen Beobachtungen entweder zu bestätigen oder zu widerlegen. — Er gibt eine sehr sorgfältige Beschreibung seiner makroskopischen und mikroskopischen Wahrnehmungen über die von ihm je nach den Jahreszeiten in den verschiedensten Körperteilen — Schlund, Brusthöhle, Magen, Darmfett, Milz, Bauchhöhle, Fett des Wirbelkanals und Rückenmuskel — geschlachteter Weidetiere gefundenen Larven; dabei berücksichtigt er die durch die Larven während der Dauer ihres ersten Stadiums — des Wanderstadiums — in den einzelnen Geweben bewirkten pathologischen Veränderungen. Seine Beobachtungen bestätigen die Angabe Koorevaars, daß die jüngeren Weidetiere durchschnittlich mit mehr Parasiten behaftet sind, als die älteren; er erklärt diese Tatsache durch den ständigen Weidegang des Jungviehes und die vorwiegende Stallhaltung älterer Zucht- und Milchtiere.

Da direkt nach der Schwärmzeit der Bremsenfliege die kleinsten Larven an keiner andern Körperstelle als in der Wand der Speiseröhre gefunden werden, vermutet Koch, daß die Einwanderung in den Tierkörper durch den Verdauungskanal und nicht durch die Haut vor sich

geht. Bezüglich der speziellen Frage, ob die Eier oder die bereits ausgeschlüpften Larven in die Maulhöhle des Weidetieres aufgenommen werden, stimmt er RILEYS Ansicht zu, die dahin geht, daß nicht die Larven, sondern die Eier von der Körperoberfläche abgeleckt werden. Die im Wirte alsdann ausgeschlüpften Larven sollen in der ersten Abteilung des Magens die Wände desselben ganz oder teilweise durchbohren, um in die Submucosa, dann an die Oberfläche des Oesophagus und in die Bauchhöhle zu gelangen. Von hier aus sei es für die Larven nicht schwer, alsbald durch die Nervenöffnungen in den Wirbelkanal zu wandern. Ganz unzweifelhaft erscheint es ihm, daß die Parasiten nunmehr von hier aus ihren Weg durch die Wirbellöcher zurück und zwischen dem intermuskulären Bindegewebe der Rückenmuskeln zur Haut nehmen.

Die vorerwähnten Arbeiten können als die bedeutendsten in bezug auf die neuesten Forschungen über den Entwicklungsgang der *Hypoderma bovis* betrachtet werden. Alle andern innerhalb der letzten Jahre über dieses Thema erschienenen Abhandlungen sind nicht von solcher Bedeutung und haben nicht den originellen Wert, daß ihrer an dieser Stelle noch besonders Erwähnung getan werden müßte.

Vergleicht man die Folgerungen, welche die einzelnen Forscher aus dem reichen Material ihrer Beobachtungen und Untersuchungen gezogen haben, so wird man finden, daß in manchen seither offenen Fragen eine einheitliche Lösung erzielt ist, daß aber auch noch in vielen Punkten erhebliche Meinungsverschiedenheiten bestehen.

In bezug auf den wesentlichsten Punkt ist die Aufgabe, deren Lösung BRAUER der Zukunft überließ, erfüllt, man hat endlich nach langen, zuverlässigen Beobachtungen die jugendlichsten Larven von *Hypoderma bovis* auf ihrer Wanderschaft durch den Tierkörper überrascht. — Wenn auch alle neueren Forscher darin einig sind, daß dieselben nicht auf und unter der Haut, sondern tief im Innern des Wohntieres, in steter Wanderschaft begriffen, ihre erste Entwicklung durchmachen, so herrscht doch noch mehr oder weniger Unklarheit darüber:

Ob das Ei oder die bereits ausgeschlüpfte Larve vom Wirte aufgenommen wird, — auf welche Weise dies geschieht, ob durch Lecken oder mittels des Futters, — ob der neuerdings in den Schlachttieren gefundene Schmarotzer nicht doch die Larve von *Hypoderma lineata* ist, — welche charakteristischen Merkmale das erste Larvenstadium von *Hypoderma bovis* aufzuweisen hat, — welche Veränderungen

mit diesem Parasiten während der Dauer des ersten Stadiums vor sich gehen, — wovon er lebt, — wie er atmet, — an welcher Stelle im Innern des Tierkörpers nach Abstreifung der Eihülle die Lärvchen sich einbohren, — wo sie durch die Wand des Verdauungskanals wieder austreten, — ob sie bestimmte Bahnen zur Weiterwanderung innehalten oder auf den verschiedensten Wegen zur Endstation — der Subcutis des Rückens — gelangen, und wodurch die pathologisch-anatomischen Veränderungen der von den Schmarotzern berührten Gewebe hervorgerufen werden.

B. Eigne Untersuchungen und Beobachtungen.

Die Schlachttiere, welche das erforderliche Material für meine Untersuchungen lieferten, stammten von Holsteiner Marschgegenden (Wilster Marsch) und von Oldenburger Weiden des linken und rechten Weserufers (Butjadingen, Landwüren), an welchen die *Hypoderma bovis* heimisch ist und die Weiderinder alljährlich heimsucht. Sie waren von verschiedenem Alter, der größte Teil derselben zählte 4—5 Lebensjahre, nur wenige waren jünger, andre dagegen hatten bereits ein Alter von 6 Jahren erreicht. Für meine Untersuchungen war der Umstand besonders günstig, daß die Tiere teils während, teils unmittelbar nach der Schwärmzeit der Ochsenbremse direkt von der Weide nach dem Untersuchungsort kamen und deshalb mutmaßlich an ihrer Haardecke oder Hautoberfläche entweder noch Eier oder Veränderungen infolge von Belästigungen vonseiten der Bremsenfliege während des Schwärmens zeigten.

1. Die Larvenentwicklung aus dem Ei.

Gemeinsam mit einem durchaus zuverlässigen Hilfspersonal habe ich von Juli an sofort nach Ankunft und der Sicherheit wegen noch einmal vor der Schlachtung der Tiere eine genaue Durchsuchung nicht allein aller derjenigen Stellen der Körperoberfläche — Weichen, Bauch, Beine, Keule — vorgenommen, welche angeblich von der *Oestrus*-Fliege mit Vorliebe zur Eiablage ausgesucht werden, sondern auch jener Partien — Rücken- und Lendengegend —, an welchen im Frühjahr die Larven nach Bildung der Dasselbeulen wieder mit der Außenwelt in Verbindung treten. Um nichts zu versäumen, wurden auch noch die hier weniger in Betracht kommenden andern Körperstellen mit der gleichen Sorgfalt untersucht.

Trotz aller Bemühungen sowohl mit dem bloßen Auge, als auch mit

der Lupe waren weder Eier an den Haaren noch junge Lärvchen auf der Körperoberfläche oder irgendwelche Veränderungen auf und in der Haut der Weidetiere wahrzunehmen. Um die Besichtigung noch genauer vornehmen zu können, ließ ich die Haare an den von der Fliege bevorzugten Körperstellen abscheren und mittels der Lupe nachuntersuchen, obgleich die Eier infolge ihrer Größe von 1,25 mm und ihrer Zahl dem bloßen Auge nicht hätten entgehen können. — Die nach dieser Richtung hin resultatlose Untersuchung einiger hundert Weidetiere zu einer so günstigen Zeitperiode bestätigt die Angabe Brauers, nach welcher es außerordentlich selten gelingt, die Hypodermen-Eier an dem Haarkleide der Weidetiere zu entdecken. — Auch der weitere Umstand, daß es trotz der Belohnung, die ich dem glücklichen Finder aussetzte, keinem der Kuhknechte in den erwähnten Weidegegenden während der Schwärmzeit der Fliege gelungen ist, Haare mit angeklebten Eiern zu finden, bestätigt obige Angabe, ohne daß ich hierdurch die Beobachtungen einzelner Forscher, welche vier bis sechs Eier an einem Haare gefunden haben, in Zweifel ziehen möchte. Meinen vergeblichen Bemühungen könnte vielleicht entgegengehalten werden, daß die von mir vor der Schlachtung untersuchten Tiere zufällig nicht von der Fliege befallen worden seien. Dieser Einwand wäre berechtigt, wenn es sich um die Untersuchung nur ganz vereinzelter Tiere gehandelt hätte, aber bei der großen Zahl der mir zur Verfügung stehenden Rinder und in anbetracht der schon im Monat Juli nach der Schlachtung bei vielen dieser Weidetiere gemachten Wahrnehmung, daß die Schlundwand mit Larven durchsetzt war, dürfte die angeführte Entgegnung als hinfällig zu betrachten sein. Dieses negative Ergebnis erklärt sich viel einfacher dadurch, daß wahrscheinlich ein großer Teil der Eier, obgleich dies nicht unbedingt erforderlich ist, sehr bald oder sofort nach dem Legeakt der *Oestrus*-Fliege von dem Wohntiere abgeleckt wird, und auf diese Weise die Brut von der Oberfläche verschwindet. — In einem auffallenden Gegensatz steht dieses häufig vorkommende erfolglose Suchen nach Hypodermen-Eiern auf der Haardecke des Wirtes zu den Beobachtungen, die man während der Sommerzeit an den von der *Gastrophilus*-Fliege heimgesuchten Weidepferden machen kann. Schon mit dem unbewaffneten Auge nimmt man ohne Mühe in dieser Zeit an den Haarspitzen des Halses, der Schulter und der Mähne dieser Pferde die Eier des zuletzt erwähnten Schmarotzers massenhaft wahr.

Ich bezweckte durch diese Untersuchungen, mich einerseits von der Richtigkeit des ersten Teils der Brauerschen Theorie durch eigne Beobachtung zu überzeugen, anderseits aber auch im Falle eines posi-

tiven Resultates die bislang allseits mißglückten Versuche wieder aufzunehmen, entweder durch die ausschließliche Einwirkung trockener Wärme oder mit Hilfe von Feuchtigkeit — sterilisiertem Speichel oder Magensaft — und einer der Körpertemperatur entsprechenden Wärme künstlich aus den Eiern Larven zu züchten. Da mir trotz aller Bemühungen keine Hypodermen-Eier zur Verfügung standen, muß auf die negativen Ergebnisse der bereits von andrer Seite nach dieser Richtung hin gemachten Versuche hingewiesen werden. — Anderseits erbringen meine Untersuchungen der lebenden Weidetiere den Nachweis, daß im Anschluß an die Schwärmzeit der *Oestrus*-Fliege weder ausgeschlüpfte Larven — die infolge ihrer Mindestgröße von 1,50 mm nicht hätten übersehen werden können — noch Bohrkanäle oder sonstige Verwundungen auf der Hautoberfläche aufzufinden sind.

Das bislang stets vergeblich gewesene Suchen nach jungen Larven auf der Haar- oder Hautdecke der Weiderinder während und unmittelbar nach der Schwärmzeit der Fliege beweist zwar für sich allein nichts, es erregt aber immerhin schon berechtigte Zweifel darüber, daß die Larven außerhalb des Tierkörpers, speziell auf der Körperoberfläche des Wohntieres, ihre Eihüllen abstreifen und hier ihre passive Weiterbeförderung abwarten. — Ich führte schon früher an, daß es trotz der verschiedensten Versuche noch nicht gelungen ist, künstlich aus den Hypodermen-Eiern Larven zu züchten — ein Ergebnis, welches darauf hindeutet, daß äußere Einflüsse kaum imstande sein werden, die Larven aus den Eiern zur Entwicklung zu bringen. Viel erklärlicher erscheint es, daß sich die Schalen der in die Maulhöhle bzw. in den Verdauungsschlauch aufgenommenen Eier unter der ständigen Einwirkung der Drüsensecrete — des Speichels, des Magensaftes — leichter lösen, und die Larven durch den günstigen Effekt einer stets gleichmäßigen Körpertemperatur sicherer und rascher zur Entwicklung kommen, als an der Körperoberfläche, auf welcher alle diese Bedingungen fehlen. — Das Ei ist durch seine dicke Hülle widerstandsfähig genug, um längere Zeit — sagen wir bis zum Zeitpunkte des Ableckens — äußeren Einwirkungen trotzen zu können, die eben ausgeschlüpfte zarte Larve aber wird infolge der mangelnden Widerstandsfähigkeit ihrer dünnen Cuticula und wegen des Fehlens aller zu ihrer Erhaltung notwendigen Lebensbedingungen sich auf der Hautdecke ihres Wirtes nicht nur nicht weiter entwickeln können, sondern daselbst bald zugrunde gehen.

Die Larve nährt sich (s. S. 672), soweit ich dies in Übereinstimmung mit den Ergebnissen andrer Forscher durch Untersuchungen des Darminhaltes allerjüngster Oesophagus-Larven feststellen konnte, im ersten

Stadium von den Säften und entzündlichen Exsudaten der sie umgebenden lockeren Gewebe, welche deshalb auch mit Vorliebe von ihr durchwandert werden. Da sie jedenfalls für nur ganz kurze Zeit Dottermassen als embryonale Mitgift mit sich schleppt, ist sie sehr bald auf die zu ihrer Nahrungsaufnahme geeigneten, aber nur im Inneren des Körpers der Wohntiere gelegenen Gewebe angewiesen. Der zarte Mundapparat, unterstützt durch die außerordentliche Bewegungsfähigkeit der Larve, macht dieses Schmarotzerleben nur in den weniger widerstandsfähigen Bindegewebsmassen, nicht aber auf der Oberfläche der derben Cutis möglich.

Da sich der Atmungsapparat (s. S. 671) dieser Larven erst im dritten Stadium zur vollen Funktionsfähigkeit entwickelt, so ist das sog. Atmen derselben im ersten Stadium ganz bestimmt nicht an den Aufenhalt in der Luft gebunden, sondern kann als intramoleculäre Respiration in den tiefsten Gewebsschichten vor sich gehen, d. h. die Schmarotzer erhalten durch die in ihrem Inneren vor sich gehenden Spaltungsprozesse der aufgenommenen Nahrungsstoffe den zu ihrer Erhaltung erforderlichen Sauerstoff und scheiden die sich bildende Kohlensäure durch ihre dünne Cuticula, vielleicht auch durch die schon im ersten Stadium vorhandenen Tracheen bzw. hinteren Stigmen aus. Die Atmung ist also von der Nahrungsaufnahme abhängig, diese vollzieht sich aber — wie der ständige Aufenthalt der Larven des ersten Stadiums lehrt — nur in dem submucösen, subserösen, intermuskulären und subcutanen Gewebe.

Um diese Frage noch weiter zu prüfen und um gleichzeitig festzustellen, an welcher Stelle des Verdauungsschlauches sich die entweder im Inneren der Wohntiere zur Entwicklung kommenden oder bereits auf der Oberfläche ausgeschlüpften Larven zur Weiterwanderung einbohren, ist von mir an einer Ziege, einem Kalbe und einer Kuh, die nie auf die Weide gekommen waren, nachfolgender Versuch ausgeführt worden. In den Monaten August, September und Oktober habe ich allerjüngste Larven der Submucosa lebenswarmer Schlunde frisch geschlachteter Weidetiere entnommen und den Versuchstieren sofort in der Weise in die Maulhöhle gebracht, daß sie die Schmarotzer von der Hand ebenso ableckten, wie dies angeblich von der Haardecke geschieht. Ich nahm nunmehr nach dieser Einverleibung per os an, daß — falls die stets in der Schlundwand geschlachteter Weidetiere zu findenden Larven von der Haardecke im bereits ausgeschlüpften Zustande abgeleckt werden —, dann auch die den Versuchstieren künstlich, aber in der gleichen Weise beigebrachten Larven nach einiger Zeit an ihrem Lieblingsaufenthaltsort, unter der Schleimhaut der Speiseröhre, vielleicht auch an einer andern Stelle des Verdauungsapparates lebens- und

weiterentwicklungsfähig wieder zu finden seien oder anders gesagt, daß sie nach dem Ablecken denselben Weg im Wohntiere einschlagen würden, wie die auf natürliche Weise aufgenommenen Larven. — Meine Voraussetzung wurde durch die einige Tage nach der Impfung stattgehabte Schlachtung der Versuchstiere nicht bestätigt, denn trotz der genauesten Untersuchung aller inneren Organe, speziell des Oesophagus, fanden sich weder Larven noch Larvenspuren, obgleich an jedes Tier 18 Stück verabreicht worden waren. Die Schmarotzer mußten zugrunde gegangen und auf dem Wege der Verdauung abgegangen sein. Da die Larven mit der größten Sorgfalt — also unter Vermeidung jeglicher Einwirkung, welche ihre Lebensfähigkeit hätte beeinträchtigen können — der Submucosa des Oesophagus entnommen und ferner von den sie umgebenden Gewebsanhängseln so befreit waren, daß ihre Bewegungsfähigkeit hierdurch nicht gehemmt sein konnte, ist das negative Ergebnis dieses Versuches nicht auf Impffehler zurückzuführen, sondern kann damit begründet werden, daß nicht die ausgeschlüpften Larven, sondern die Eier von der Körperoberfläche abgeleckt werden, und daß aus diesen an geeigneter Stelle im Verdauungsschlauche Larven schlüpfen, welche befähigt sind, sich an dem Ort ihrer Entwicklung sofort einzubohren. Ob der Impfversuch vielleicht deshalb kein positives Ergebnis hatte, weil die bei der Impfung verabreichten Larven schon zu sehr entwickelt waren, mag dahingestellt bleiben.

Ein weiterer Beweis für die vorerwähnte Annahme dürfte die von mir gemachte Beobachtung sein, daß sich die jüngsten, dem Schlunde entnommenen Larven, auf die Hautoberfläche von Rindern gebracht, nicht am Leben erhalten können, sondern schon in ganz kurzer Zeit absterben. Der Tod läßt sich, ganz abgesehen von dem deutlichen Hervortreten andrer Kennzeichen, wie Schrumpfung und Festkleben, sehr leicht und sicher dadurch feststellen, daß man die zu untersuchenden Larven auf eine mäßig angewärmte und leicht angefeuchtete Glasplatte bringt; noch lebende Larven werden sehr bald Bewegungen machen, die vermutlich durch die Einwirkung der Wärme und Feuchtigkeit hervorgerufen werden.

Die vom Monat Juli bis zum April an geschlachteten Weidetieren zu machende Beobachtung, daß Larven des ersten Stadiums bereits in der Subcutis sitzen, während andre in großer Zahl in der Schlundwand, im Wirbelkanal und an andern Körperstellen zu finden sind, läßt zwei Deutungen zu. Da die Schwärmzeit der Bremsenfliegen 3 Monate lang dauert, ist es nicht ausgeschlossen, ja vielleicht ein sehr häufig vorkommender Fall, daß das Weidetier innerhalb der Schwärmperiode zu

verschiedenen Zeiten von Biesfliegen heimgesucht wird; deshalb ist es auch möglich, daß die früheste Larvenbrut vom Monat Juni schon zu einer Zeit ihr Wanderziel im Inneren des Wirtes erreicht haben kann, während welcher eine spät schwärmende Bremsenfliege erst — etwa anfangs September — ihre Eier an die Haardecke absetzt. Die Larven dieser verspäteten Eiablage werden dann immer einige Monate in ihrem Entwicklungsgang zurück sein. Außerdem wird es selbst in dem Falle, in welchem das Weidetier von der Fliege innerhalb der Schwärmzeit nur ein einziges Mal befallen worden ist, ausnahmsweise vorkommen, daß die Eier dieses einmaligen Legeaktes nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten von dem Wirt abgeleckt werden, und dieselben infolgedessen in ganz unbestimmten Intervallen zur Larvenentwicklung im Wohntiere gelangen.

Die hin und wieder zu findende Erklärung, das auf der Körperoberfläche ausgeschlüpfte Lärvchen verursache auf der Haut einen Juckreiz, der das Wohntier zum sofortigen Ablecken veranlasse, läßt sich bei dem Mangel an der hierzu erforderlichen Empfindlichkeit des Rindes kaum aufrecht erhalten. Viel wahrscheinlicher ist der Nachsatz der hier folgenden von Barfod gegebenen Auslegung: »Dadurch aber, daß die Dasselfliege mit ihrem Summen die durch ihren Stich gefürchteten aculeaten Hymenopteren[1] nachahmt, wird das Rind veranlaßt, die Stelle, an der das Tier ein(?) Ei abgelegt hat, zu belecken; das Ei kommt so in den Schlund und entwickelt sich dort schnell zur Larve.«

Die Frage, ob das Ei mittels Ableckens oder durch die Futteraufnahme in das Innere des Wohntieres gelangt, ist durch das vorher Gesagte bereits zum großen Teil beantwortet, die Möglichkeit, daß auch das Futter als Zwischenträger dienen kann, ist schon deshalb ausgeschlossen, weil die *Hypoderma bovis*-Fliege erfahrungsgemäß ihre Eier nicht an Pflanzen, sondern nur an die Haardecke der Weidetiere absetzt.

Zum Schlusse könnte noch in Erwägung gezogen werden, ob die Larve, falls sie auf der Körperoberfläche aus dem Ei schlüpft, nicht vielleicht aktiv von der Legestelle aus bis zur Maulhöhle auf der Hautdecke wandert, um auf diesem Wege rascher in das Innere des Wirtes zu gelangen. Auch dieser Modus erscheint aus den bereits früher über den Aufenthalt und die Existenzfähigkeit der Larven auf der Körperoberfläche erwähnten Gründen ausgeschlossen.

[1] Mir scheinen hier weniger die Hymenopteren als die Stechbremsen — Tabaniden — in Betracht zu kommen.

Nach allen angeführten Beobachtungen, und gestützt auf die einzelnen Begründungen, ziehe ich mit RILEY, KOCH, BARFOD usw. den Schluß, daß nicht die Larven, sondern die Eier der *Hypoderma bovis* von der Haardecke abgeleckt werden, und letztere erst im Innern der Wohntiere zur Larvenentwicklung kommen.

2. Die Larve des ersten Stadiums von Hypoderma bovis im submucösen Gewebe des Schlundes der Weidetiere.

Da von einigen Autoren bei Beschreibung der Dasselplage angegeben worden ist, daß der Schlund der Weiderinder infolge der in der Submucosa desselben stattfindenden Wanderung der *Hypoderma*-Larven hochgradig irritiert werde und mitunter um das Doppelte seines normalen Umfanges in Form einer Wurst oder in der Dicke eines Armes anschwelle, untersuchte ich vor der Schlachtung bei allen Weidetieren den Verlauf des Oesophagus an der linken Halsseite, konnte aber — trotzdem sich bei einzelnen Tieren nach der Schlachtung eine beträchtliche Invasion und eine starke ödematöse Schwellung in der ganzen Länge des Schlundes zeigte — zu Lebzeiten nie irgendeine auffallende Veränderung oder Schmerzhaftigkeit der Speiseröhre feststellen. Die durch den Reiz der eingewanderten Larven veranlaßten starken Ödeme des Schlundes hatten auch auf die physiologische Tätigkeit desselben — Abschlucken des Bissens, Wiederkäuen — keinen hemmenden Einfluß. Ob die infolge der hochgradigen Schwellung der Submucosa hervorgerufene Verengung oder Verlegung des Schlundlumens zur Blähsucht Veranlassung geben kann, war von mir wegen der Kürze der Beobachtungszeit an den Weidetieren nicht wahrzunehmen; daß sich aber derartige nachteilige Begleiterscheinungen einstellen können, ist nicht nur wahrscheinlich, sondern auch schon von andrer zuverlässiger Seite beobachtet worden.

Bei den innerhalb der Schwärmperiode der Hautbremsen geschlachteten Weidetieren wurde ganz besondere Sorgfalt auf die Untersuchung der Mucosa und Submucosa der Rachenhöhle verwandt. Wie schon SCHNEIDEMÜHL in seinem Sammelreferat über die Entwicklungsgeschichte der Bremsenlarven anführt, eignet sich die Rachenhöhle wegen der in ihrer Schleimhaut befindlichen Drüsen ganz besonders zum Einbohren, vorausgesetzt, daß die jüngsten Schmarotzer zum Eindringen in die Gewebe auf derartige physiologische Vorgebilde angewiesen sind. Aber nicht der Drüsenreichtum allein macht diesen Vorhof des Verdauungsschlauches der Larvenwanderung allem Anscheine nach besonders

günstig, sondern er bietet auch durch seine Schleimhautfalten geschützte Ruhepunkte, in denen sich die aufgenommenen Eier unter der Einwirkung von Feuchtigkeit — Speichel und Schleim — und Körperwärme zu Larven entwickeln können.

So günstig die Bedingungen in der Rachenhöhle für die Larvenentwicklung und Larvenwanderung erscheinen mögen, und außer SCHNEIDEMÜHL auch andre Autoren zu der Annahme verlockt haben, daß hier die von der Natur gegebene Stelle sei, an welcher das Ei zur Larve werde, und die letztere sich unter Benutzung der Schleimdrüsen einbohre, so wenig wird diese Vermutung durch die tatsächlichen Befunde bei geschlachteten Tieren bestätigt.

Weder von andern Beobachtern noch von mir sind beim Beginn der Schwärmzeit der Hautbremse unter der Schleimhaut der Rachenhöhle oder im submucösen Gewebe des vordersten Schlundteiles regelmäßig die jüngsten Lärvchen gefunden worden, dagegen waren in dem dem Magen zunächst gelegenen Schlundteile die im Anfangsstadium ihrer Entwicklung begriffenen Schmarotzer samt ihren Spuren bei sorgfältiger Untersuchung fast immer zuerst anzutreffen. Die Rachenhöhle kann deshalb auch nicht — trotzdem sie hierzu prädisponiert erscheint — als die Stelle betrachtet werden, an welcher sich die ausgeschlüpfte Larve zur Submucosa durchbohrt. Mit Rücksicht darauf, daß die vorerwähnten Befunde an keiner andern Stelle des Weidetieres früher gemacht werden, als in der Nähe der Einmündungsstelle des Schlundes in den Magen, erlangt die Annahme, die Larve dringe von hier aus durch die innerste Schicht des Verdauungskanals zur Submucosa durch, eine viel größere Berechtigung. Unterstützt wird diese Meinung noch dadurch, daß fast gleichzeitig mit dem ersten Auftreten der Larven im Magenendteile der Speiseröhre auch in den demselben zunächst gelegenen Teilen, der ersten Magenabteilung, dem Zwerchfell usw., jüngste Schmarotzer oder die von denselben verursachten, sulzigen, gelatinösen Ödeme gefunden werden. HINRICHSEN, RUSER und KOCH sind auf Grund ihrer Beobachtungen zu den gleichen Schlußfolgerungen gekommen, KOOREVAAR dagegen, der »trotz eifrigen und gewissenhaften Suchens« bei stark invasierten Tieren in zwei Sommern die Larven im Pharynx nicht hat antreffen können, aber einigemal im submucösen Gewebe der oberen Schlundlage jüngste Larven zur Sommerzeit — ein näheres Datum gibt er nicht an — gefunden hat, nimmt auf Grund dieses letzteren Befundes mit SCHNEIDEMÜHL an, daß die jüngsten Schmarotzer durch die Pharynxmucosa in die Submucosa des Oesophagus eindringen.

Länge wahrnehmbar. Die Dornen der hinteren Querbinden sind stärker, in größerer Anzahl angehäuft, und haben ihre Richtung nach vorn und außen. Wegen der Stärke, der größeren Zahl und der schrägen Richtung der Dornen sind die hinteren Querbinden auffälliger und außerdem breiter und länger. An den lateralen Enden der Querbinden sieht man vom zweiten bis fünften oft auch sechsten Segment paarige kleinere Gruppen von Dornen, von welchen diejenigen des Vorderrandes nach hinten und außen, diejenigen am Hinterrande aber nach vorn und außen gescheitelt sind. Während vom dritten Segment an Ausbuchtungen teils am vorderen, teils am hinteren Rande der starken Querbinden zu beobachten sind, teilt sich in der Regel schon vom vierten Gliede an der vordere Quergürtel in zwei bis drei Dornengruppen, im vierten und achten Gliede oft in vier Dornenabteilungen. Im neunten Gliede vereinigen sich diese Gruppen zuweilen wieder zu einer Binde. Die hinteren Quergürtel teilen sich in der Regel nicht, sondern sind in allen Segmenten scharf abgegrenzt. Im zehnten Gliede fehlt die vordere Querbinde, die hintere Querbinde ist nur durch feine Bedornung angedeutet, oft auch vollständig verschwunden. Das elfte Glied ist vorn dornenfrei, in seinem Hinterteile aber gleichmäßig und fein bedornt. Daß jede Larve größere oder geringere Abweichungen zeigt, ist bereits angedeutet worden.

Der Mundapparat des zweiten Stadiums bildet eine V-förmige Grube, deren chitinöse Einfassung sich in den Schaufeln des Schlundgerüstes fortsetzt. Über der Mundöffnung lassen sich hin und wieder schon Andeutungen der Fühler als chitinöse Ringe erkennen. Die Vorderstigmen fehlen. Die hinteren Stigmenplatten haben eine bohnenförmige Gestalt und sind siebartig durchlöchert. — Die Dauer dieses Stadiums beträgt 1 Monat.

Während dieser Zeit liegt der Schmarotzer in der Dasselbeule, die sich an der Hautoberfläche immer mehr hervorwölbt und deren Wände dicker und derber geworden sind. Der Ausführungskanal wird von der Larve des zweiten Stadiums erweitert und die Wandung desselben mittels der feinen Bedornung des hintersten Segmentes geglättet.

Das dritte Stadium, welches mit der zweiten Häutung der Larve in der Dasselbeule seinen Anfang nimmt, ist von Brauer so exakt beschrieben worden, daß eine eingehendere neue Beschreibung nicht erforderlich ist. Es dürfte zur Vollständigkeit dieser Arbeit eine übersichtliche Wiedergabe der wesentlichsten Punkte dieser Brauerschen Darstellung genügen. — Die Gestalt der Larve ist birnförmig, oft auch eiförmig. Die Färbung derselben zeigt sich bei Beginn des

dritten Stadiums gelbweiß, beim Herannahen der Reife stellenweise braun und zur Zeit der Reife vollständig schwarzbraun. Am vorderen Ende bemerkt man dorsal eine Naht, welche hufeisenförmig die vier ersten Glieder umzieht und die Stelle bezeichnet, an welcher die Nymphe die Puppenhülle sprengt. BRAUER hat diese Naht deshalb auch Deckelnaht genannt. Zwischen dem ersten und zweiten Gliede befindet sich ebenfalls auf der Rückenseite beiderseits ein kleiner dunkler Punkt, welcher von BRAUER als vorderes Stigma bezeichnet wird. Über der trichterförmigen Mundgrube liegen in der Medianlinie die rudimentären Fühler in Form von Chitinringen mit hellem Centrum. Das Schlundgerüst ist V-förmig und unter dem Schlunde verbunden. — Die Seitenwülste treten stark hervor. — Dorsal zeigen sich vom zweiten bis neunten Ringe zwei glänzende Wärzchen. Am Vorderrand des zweiten bis fünften Gliedes stehen kleine Dornen, die nach den hinteren Gliedern zu immer spärlicher werden. Am Hinterrand des zweiten bis ungefähr achten Segmentes findet man Reihen kleiner Dornen. Die Zahl derselben nimmt nach hinten derartig ab, daß sie zuletzt in eine Gruppe zusammenschmelzen. Der Vorderrand des zweiten bis fünften oberen und mittleren Seitenwulstes trägt kleine Dornengruppen. — Ventral liegen wie bei der Larve zweiten Stadiums am Vorder- und Hinterrand des zweiten bis neunten Ringes mehrere Dornenreihen. Die unteren Seitenwülste des zweiten bis achten Ringes zeigen gleichfalls Dornengruppen. — An den hinteren Ringen sieht man ventral zwischen den Dornenreihen einen Querwulst, der beiderseits in ein warzenartiges Gebilde endigt. Die zwei hintersten Ringe sind nackt. Das letzte Segment ist halbkugelig, an seinem Ende sitzen die halbmondförmigen Hinterstigmenplatten. Diese Platten sind porös, der wulstige Rand derselben ist gefurcht.

Die Larve hat die Eigenschaft, die verschiedensten Formen anzunehmen, und nur hierdurch ist es ihr möglich, sowohl zur Zeit der Reife aus der engen Öffnung der Dasselbeulen zu schlüpfen, als auch zur Verpuppung zwischen Spalten zu tieferen Schichten durchzufallen. — Die Reifezeit der *Hypoderma bovis*-Larve fällt in die Monate Mai und Juni. — Die Dauer des dritten Stadiums erstreckt sich auf etwa $2^1/_2$ Monate. Die Länge des Parasiten beträgt zu dieser Zeit ungefähr 24 mm, die Breite durchschnittlich 13 mm.

Die nun folgende Verpuppung der Larve ist vielerseits beschrieben worden, so daß ich mich auch hier auf die Wiedergabe des Hauptsächlichsten der bereits vorhandenen Darstellungen beschränken darf. —

Nachdem die reife Larve mittels energischer Contractionen die Dasselbeule verlassen hat, fällt sie zu Boden und verwandelt sich in den oberflächlichen Schichten desselben, falls die erforderlichen Bedingungen vorhanden sind, innerhalb der nächsten 12—36 Stunden zur Puppe oder Tonne; dabei zieht sich die Larvenhaut zusammen, härtet sich und wird zur Puppenhülle. Die Puppe ist meist kahnartig; das vordere Ende schmal und das hintere breit. Die Gestalt ist jedoch je nach dem Hervortreten der Seitenwülste sehr veränderlich. Die hinteren Stigmenplatten und die Bedornung sind wie bei der Larve des dritten Stadiums. Die Farbe der Puppe ist schwarzbraun, und die Länge derselben beträgt etwa 20 mm. Nach Verlauf von etwa 30 Tagen kommt das vollentwickelte Insekt — die Fliege — Imago — dadurch zum Vorschein, daß sie beim Auskriechen die Puppenhülle an der durch die Deckelnaht bezeichneten Stelle sprengt.

5. Das Entstehen der Dasselbeulen.

Sobald die Larve aus dem ersten Stadium ihrer Entwicklung tritt, streift sie die während der Jugendzeit schwach bedornte Hülle ab und rüstet sich für das nun kommende zweite Stadium mit der bereits beschriebenen gruppenweise dicht bedornten Cuticula aus. Der Reiz der Secrete, welcher vorwiegend zur Zeit der Wanderschaft ihre Bahnen kennzeichnete, schwindet mehr und mehr, und an seine Stelle tritt um so stärker die mechanisch-traumatische Einwirkung auf das den Schmarotzer umgebende Gewebe. Die darauffolgende Reaktion desselben wird einesteils dadurch hervorgerufen, daß der Parasit nicht mehr wandert, sondern als Fremdkörper ruht und die Stelle, an der er liegt, ständig irritiert, anderenteils aber auch in der Weise veranlaßt, daß gelegentlich der auf diese Stelle beschränkten schraubenartigen Drehung der Larve die starke Bedornung derselben einen heftigen Reiz ausübt. Wie jede fortgesetzte Irritation auf das lebende Gewebe, so ruft auch diese stete parasitäre Einwirkung vorerst die allgemeinen Erscheinungen der Entzündung hervor, welche dann nach und nach zur Neubildung von Bindegewebe führt. — Dieses Entzündungsprodukt umschließt die Larve immer mehr, so daß sie schon nach kurzer Zeit ringsum in eine dünnwandige Kapsel — in die sog. Dasselbeule — eingebettet ist. Mit dieser Einkapselung ändert sich auch die seitherige Lebensweise des Schmarotzers, die Nahrung kann nur noch dem Kapselinhalte entnommen werden, und mit der fortschreitenden Entwicklung des Atmungsapparates wird die direkte Verbindung mit der äußeren Luft zur Notwendigkeit. Hat die Larve nicht schon rechtzeitig am Ende des

ersten Stadiums — wie es fast regelmäßig geschieht — diesem Bedürfnis nach Luft durch totale Durchlöcherung der Haut Rechnung getragen, dann fällt ihr die Vollendung dieser Arbeit nunmehr als dringendste Aufgabe zu. Erleichtert wird dieselbe mit Hilfe des durch die Anhäufung von Stoffwechselprodukten und die mechanische Einwirkung des Parasiten entstehenden Ulcerationsprozesses, welcher die Hautschichten erweicht und gleichzeitig in den hierbei entstehenden Entzündungs- und Zerfallsprodukten der Larve die für dieses Stadium erforderliche Nahrung liefert. Bei Parasiten mit durchsichtiger Cuticula, wie sie häufig direkt nach der ersten Häutung anzutreffen sind, kann man aus dem blutserumähnlichen Darminhalt auf diese Nahrungsaufnahme schließen; in einer späteren Zeit dieses Stadiums läßt sich außerdem beobachten, wie sich mit der Umwandlung des Inhaltes der Dasselbeule in einen eitrigen gelblichen Brei auch die Inhaltsmasse des Darmes dementsprechend verändert.

Ist die totale Durchlöcherung der Haut vollendet, dann erwächst der Larve des zweiten Stadiums die Aufgabe, die innere Wandung des Ausführungsganges zu glätten, eine Arbeit, die in der Weise geschieht, daß der Schmarotzer das durch die feine und zahlreiche Bedornung hierzu sehr geeignete Hinterende nach Bedürfnis ein- und ausschiebt. Mit der Umfangszunahme der Larve vergrößert sich auch der Sack, dessen Wandungen infolge der durch den fortgesetzten Reiz hervorgerufenen Neubildung von Bindegewebsmassen immer dicker werden und mit dem Corium verwachsen. Gleichzeitig wölbt sich infolge des Druckes, den der Schmarotzer durch sein Wachstum ausübt, an dieser Stelle die Hautoberfläche oft bis zur Größe eines Hühnereies. Die Stellen werden nicht allein durch diese Protuberanzen am lebenden Tiere kenntlich, sondern auch infolge des struppigen Aussehens des Haarkleides über der Dasselbeule. Außerdem bemerkt man, daß die Haare in der nächsten Umgebung der Beule durch eine schmierige Masse oder mit trockenen Schorfen verklebt sind. Diese Secrete gelangen gelegentlich der Larvendrehung in der Dasselbeule und beim Herausschieben des Endgliedes in geringen Mengen aus dem Ausführungsgang auf die Körperoberfläche des Wohntieres.

Die Lichtweite der Ausmündungsstelle entspricht dem Querdurchschnitt des hinteren Larvenendes; die Öffnung liegt niemals auf der höchsten Stelle der Wölbung der Beule, sondern stets seitlich. Die Ränder des Loches sind gespannt, glatt und nicht eingezogen. Sobald der Ausführungsgang durch Eintrocknung der Secrete verstopft ist, beseitigt die Larve den Pfropf mittels der Bewegungen ihres Endgliedes.

Das Bedürfnis nach Luft veranlaßt sie hierzu, insbesondere zur Zeit des dritten Stadiums, in welchem der Atmungsapparat — Vorderstigmen, Hinterstigmen und Tracheensystem — vollständig entwickelt ist. In diesem Stadium der Larve hat die Dasselbeule die Form einer Bocksbeutelflasche, als deren Hals der Ausführungsgang zu betrachten ist, und deren Grund im subcutanen Gewebe fast parallel zur Hautoberfläche liegt. Bei einem Längsschnitt durch die Mitte der Beule sieht man auf dem Grunde die Larve mit dem Kopfende nach innen und mit dem Afterende nach dem Ausführungsgang zu gelagert. Infolge der durch die derben Wände der Kapsel eingeengten Lage beschränkt sich, abgesehen von der Drehbewegung der Gesamtlarve, die Bewegungsfähigkeit des Parasiten hauptsächlich auf die hinteren Glieder, die nach der Ausmündungsstelle hin gestreckt und dann wieder zurückgezogen werden können.

Sobald der Schmarotzer am Ende seines dritten Stadiums die Beule verläßt, fällt sie allmählich zusammen und ist nach vollständiger Entleerung der Secrete am lebenden Tiere nicht mehr sichtbar. Nach der Abhäutung sieht man subcutan an den Stellen, welche mit Dasselbeulen behaftet waren, sternförmige Narben.

Stricker brachte im Jahre 1858 durch seine mikroskopischen Untersuchungen über den histologischen Bau der Dasselbeulenwandung, speziell des Ausführungsganges, den Nachweis, daß sowohl dieser letztere als auch die Cavität der Beule mit Pflasterepithel überkleidet ist. Das Epithel soll unmittelbar in die Epidermis übergehen und das Rete Malpighii sich als zweite, stärkere Schicht in den Ausführungsgang hinein fortsetzen. Die letzterwähnte Lage bestehe aus spindelförmigen, mit länglichen Kernen versehenen Zellen, die meistens kreisförmig um den Ausführungsgang gelagert seien. In der Beule selbst hat Stricker die eben genannten histologischen Gebilde nicht gefunden, sondern hier als Hauptmasse der Wandung dichtes, durch Blutaustritt unkenntlich gemachtes Bindegewebe gefunden. — Stricker schließt aus seinem Befunde, insbesondere aus der epithelialen Überkleidung der Wand des Ausführungsganges, die auf der Körperoberfläche des Wohntieres ausgeschlüpfte Larvenbrut benutze zum Eindringen in die Haut physiologische Hautgebilde — Haartaschen —, welche sich bei Hypertrophie ihrer Wände, der Entwicklung der Larve entsprechend, allmählich vergrößern und zur Dasselbeule werden sollen.

Daß die Larven nicht auf der Körperoberfläche ausschlüpfen und nicht in die Haut eindringen, ist bereits hinreichend besprochen worden,

es dürfte sich nur noch um die Frage handeln, ist die Dasselbeule ein verbildetes physiologisches Hautgebilde — eine Haartasche oder eine Talgdrüse — oder ist sie eine pathologische Neubildung?

BRAUER selbst ist kein Anhänger der STRICKERschen Modifikation, er erklärt sich dessen Untersuchungsbefund in folgender Weise: »Daß, wie aus STRICKERS Untersuchung ersichtlich, die Schichten des Ausführungsganges der Kapsel analog jenen der Haartaschen erscheinen, könnte vielleicht darin seine Erklärung finden, daß die Larve, von innen die Hautschichten durchbrechend, weniger einen Substanzverlust bewirkt, als vielmehr die durch Reiz entzündeten, gelockerten Gewebsteile auseinanderdrängt, und dadurch würde durch Zusammenfluß der den Rand der so entstandenen Öffnung umgebenden Haartaschen, die bei dergleichen Tieren sehr gedrängt stehen, eine Ähnlichkeit oder Gleichheit des histologischen Baues des Ausführungsganges mit demjenigen einer einzelnen Haartasche nicht unmöglich sein.«

Im Jahre 1860 ist die Wand der Dasselbeulen von Prof. WEDL mikroskopisch untersucht worden. Seine Untersuchung ergab, daß die Wandung aus mehreren Schichten besteht. Die innerste stellt nach WEDL einen schmutziggelben Belag dar, welcher runde, ovale, mit Fettmolekülen besetzte Kerne enthält, die in Lagen von Bindegewebsbündeln eingebettet sind; ferner hat er in dieser Schicht noch in zwei bis drei Spitzen ausgezogene, miteinander zusammenhängende Kerne (Kernfasern) wahrgenommen. Nach dieser inneren, in fettiger Metamorphose begriffenen, embryonalen Bindegewebsschicht sollen Lagen von faserigen Bindegewebsbündeln folgen, welche nach außen schwielig werden und durch lockeres Bindegewebe mit der Rinderhaut zusammenhängen. Die mittlere von diesen Schichten ist nach seinen Untersuchungen sehr blutreich und trägt Überbleibsel von Blutextravasaten. Den Ausführungsgang der Dasselbeule hat WEDL nicht näher untersucht.

Er zieht den Schluß, die Dasselbeule sei eine krankhafte, durch die Larve verursachte Bindegewebsneubildung.

Die Untersuchungsergebnisse STRICKERS und WEDLS stehen sich nicht gegenüber, sondern stimmen in bezug auf die Zusammensetzung der Wand durch neugebildetes Bindegewebe überein, nur in den Schlußfolgerungen gehen beide Forscher auseinander, indem WEDL — trotzdem er den Ausführungsgang in bezug auf seine Auskleidung nicht näher untersucht und infolgedessen den inneren epithelialen Überzug auch nicht gekannt hat —, die Dasselbeule als ein neuentstandenes, krankhaftes Gebilde und STRICKER dieselbe als eine erweiterte Haartasche betrachtet.

Obgleich Brauer zur Klärung dieser Frage schon vor etwa 40 Jahren eingehendere Untersuchungen des Ausführungsganges der Dasselbeule für erforderlich hielt, sind bislang weitere Veröffentlichungen über diesen Gegenstand nicht erschienen.

Meine diesbezüglichen mikroskopischen Untersuchungen an zahlreichen Serienschnitten, von welchen ich im Anhang (Taf. XXXII, Fig. 10, 11 u. 12) drei durch mikrophotographische Aufnahmen wiedergegeben habe, wurden in nachstehender Weise ausgeführt und haben zu einem der Wedlschen Auffassung sich nähernden Resultate geführt.

Die Dasselbeulen waren zum Zweck der mikroskopischen Untersuchung aus Häuten frisch geschlachteter Weidetiere geschnitten und samt ihrem Inhalt etwa 14 Tage lang in Müllerscher Flüssigkeit gehärtet. Die 15 μ dicken Serienschnitte wurden zum Hervortreten der Epithelien teilweise mit Hämatoxylin-Eosin, zum Teil auch zur Erkennung des Bindegewebes nach van Gieson gefärbt. Die Untersuchung hatte folgendes Resultat: Die innerste Schicht des Ausführungsganges besteht aus mehrfach geschichteten Plattenepithelien, welche sich ununterbrochen samt dem Rete Malpighii von der Epidermis aus in das Innere der Beule fortsetzen (s. Taf. XXXII, Fig. 10 u. 12) und sich beim Schneiden mit dem Mikrotommesser lamellenartig abheben (Taf. XXXII, Fig. 10). Die zweite Schicht des Ausführungsganges wird aus kleinzelligem, stark entzündetem Bindegewebe gebildet, welches außerordentlich blutgefäßreich ist, und in welchem sich Spuren von blutigen Sugillationen nachweisen lassen. Die dritte und äußerste Schicht des Ganges stellt fertiges Bindegewebe dar.

Die von der Epidermis ausgehenden Epithelien überziehen nicht die gesamte Höhlenwandung, sondern setzen sich ungefähr bis zu der Stelle des Ausführungsganges fort, an welcher die Larve ruht. Hier — etwa in der halben Wandhöhe des Sackes — machen sie ganz allmählich Granulationsgewebe Platz, welches somit in der unteren Hälfte — dem Grunde der Beule — die innerste Schicht bildet. Auf diesem Gewebe befinden sich als Beuleninhalt Zerfallsprodukte, welche aus Fettzellen, Resten der Larvenhaut, Larvenexcrementen, abgestoßenen Epithelien und Eitermassen mit Kokken bestehen. Die letzteren sind jedenfalls nach Durchbohrung der Haut durch die Larve von der Körperoberfläche aus in die Beule eingedrungen. An das Granulationsgewebe schließt sich nach außen als mittlere Schicht embryonales, zellreiches Bindegewebe, welches von fertigem Bindegewebe, der äußersten Schicht, umgrenzt wird. — Diejenigen jüngsten Dasselbeulen,

welche im Anfangsruhestadium der Larve noch keine vollständige Durchlöcherung der Haut zeigten, waren an keiner Stelle mit Epithelien ausgekleidet, sondern deren innerste Wandschicht bestand durchweg aus Granulationsgewebe, welches peripherisch von einer neugebildeten Bindegewebsschicht umgeben war.

STRICKERS Annahme, die Dasselbeule müsse infolge der epithelialen Auskleidung des Ausführungsganges als ein »physiologisches Vorgebilde« angesehen werden, kann nach dem neuesten Stande der Forschungen über Epithelwucherungen nicht mehr aufrecht erhalten werden; denn eingehende Beobachtungen und Versuche haben gezeigt, daß schon nach wenigen Stunden bei frischen Hautdefekten außer zahlreichen Leucocyten auch Abkömmlinge der obersten Stachellagen des Epithels in den Schorf dringen, sich zwischen Schorf und Cutis schieben und so eine provisorische epitheliale Bedeckung der Wunde hervorbringen. Nach WERNER teilen sich die genannten Zellen zu diesem Zweck amitotisch und bilden Syncytien mit langgestreckten stäbchenförmigen Kernen, das Verschieben über die Wunde und in den Schorf hinein scheint dagegen vorwiegend durch aktive Bewegung von statten zu gehen. Die tieferen Schichten vermehren sich weniger intensiv als die obersten Stachelzellenlagen und bewegen sich nur teilweise aktiv; je mehr man in die Tiefe kommt, um so größere Bedeutung gewinnt der Wachstumsdruck, der ein Fortgleiten der Zellen bewirkt. Die Basalzellen beteiligen sich anfangs gar nicht an der Bedeckung des Defektes. Sie teilen sich ausschließlich mitotisch und geben zunächst nur Zellen an die höheren Zellschichten ab, erst nachdem der provisorische Verschluß durch die höheren Zellagen bewirkt worden ist, entstehen auch in der tiefsten Schicht parallel zur Unterlage gerichtete Mitosen, die ein passives Gleiten auch dieser Zellen nach dem Defekt zu bewirken. Diese Regenerationserscheinungen des Epithels sind bedingt durch chemotaktische Reize, die WERNER mit ROUX als Spannungsänderung der Zelloberfläche definiert wissen will, und durch stereotropische Einflüsse.

Zwischen Bindegewebe und Epithel besteht ein ausgesprochener Antagonismus, das Epithel vermag durch expansives Wachstum das Bindegewebe auseinanderzudrängen und in aufgelockerte oder von Fibrin durchsetzte Bindegewebsbezirke progressiv einzuwachsen. WERNER kommt zu dem auch auf den Ausmündungsgang der Dasselbeule anzuwendenden Ergebnis, »daß das Epithel, ohne zuvor wesentliche Änderungen durchzumachen, in die Tiefe wuchern kann und in fremdes Gewebe einzudringen vermag«.

Meine mikroskopischen Untersuchungen und die Experimental-

weiterentwicklungsfähig wieder zu finden seien oder anders gesagt, daß sie nach dem Ablecken denselben Weg im Wohntiere einschlagen würden, wie die auf natürliche Weise aufgenommenen Larven. — Meine Voraussetzung wurde durch die einige Tage nach der Impfung stattgehabte Schlachtung der Versuchstiere nicht bestätigt, denn trotz der genauesten Untersuchung aller inneren Organe, speziell des Oesophagus, fanden sich weder Larven noch Larvenspuren, obgleich an jedes Tier 18 Stück verabreicht worden waren. Die Schmarotzer mußten zugrunde gegangen und auf dem Wege der Verdauung abgegangen sein. Da die Larven mit der größten Sorgfalt — also unter Vermeidung jeglicher Einwirkung, welche ihre Lebensfähigkeit hätte beeinträchtigen können — der Submucosa des Oesophagus entnommen und ferner von den sie umgebenden Gewebsanhängseln so befreit waren, daß ihre Bewegungsfähigkeit hierdurch nicht gehemmt sein konnte, ist das negative Ergebnis dieses Versuches nicht auf Impffehler zurückzuführen, sondern kann damit begründet werden, daß nicht die ausgeschlüpften Larven, sondern die Eier von der Körperoberfläche abgeleckt werden, und daß aus diesen an geeigneter Stelle im Verdauungsschlauche Larven schlüpfen, welche befähigt sind, sich an dem Ort ihrer Entwicklung sofort einzubohren. Ob der Impfversuch vielleicht deshalb kein positives Ergebnis hatte, weil die bei der Impfung verabreichten Larven schon zu sehr entwickelt waren, mag dahingestellt bleiben.

Ein weiterer Beweis für die vorerwähnte Annahme dürfte die von mir gemachte Beobachtung sein, daß sich die jüngsten, dem Schlunde entnommenen Larven, auf die Hautoberfläche von Rindern gebracht, nicht am Leben erhalten können, sondern schon in ganz kurzer Zeit absterben. Der Tod läßt sich, ganz abgesehen von dem deutlichen Hervortreten andrer Kennzeichen, wie Schrumpfung und Festkleben, sehr leicht und sicher dadurch feststellen, daß man die zu untersuchenden Larven auf eine mäßig angewärmte und leicht angefeuchtete Glasplatte bringt; noch lebende Larven werden sehr bald Bewegungen machen, die vermutlich durch die Einwirkung der Wärme und Feuchtigkeit hervorgerufen werden.

Die vom Monat Juli bis zum April an geschlachteten Weidetieren zu machende Beobachtung, daß Larven des ersten Stadiums bereits in der Subcutis sitzen, während andre in großer Zahl in der Schlundwand, im Wirbelkanal und an andern Körperstellen zu finden sind, läßt zwei Deutungen zu. Da die Schwärmzeit der Bremsenfliegen 3 Monate lang dauert, ist es nicht ausgeschlossen, ja vielleicht ein sehr häufig vorkommender Fall, daß das Weidetier innerhalb der Schwärmperiode zu

verschiedenen Zeiten von Biesfliegen heimgesucht wird; deshalb ist es auch möglich, daß die früheste Larvenbrut vom Monat Juni schon zu einer Zeit ihr Wanderziel im Inneren des Wirtes erreicht haben kann, während welcher eine spät schwärmende Bremsenfliege erst — etwa anfangs September — ihre Eier an die Haardecke absetzt. Die Larven dieser verspäteten Eiablage werden dann immer einige Monate in ihrem Entwicklungsgang zurück sein. Außerdem wird es selbst in dem Falle, in welchem das Weidetier von der Fliege innerhalb der Schwärmzeit nur ein einziges Mal befallen worden ist, ausnahmsweise vorkommen, daß die Eier dieses einmaligen Legeaktes nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten von dem Wirt abgeleckt werden, und dieselben infolgedessen in ganz unbestimmten Intervallen zur Larvenentwicklung im Wohntiere gelangen.

Die hin und wieder zu findende Erklärung, das auf der Körperoberfläche ausgeschlüpfte Lärvchen verursache auf der Haut einen Juckreiz, der das Wohntier zum sofortigen Ablecken veranlasse, läßt sich bei dem Mangel an der hierzu erforderlichen Empfindlichkeit des Rindes kaum aufrecht erhalten. Viel wahrscheinlicher ist der Nachsatz der hier folgenden von Barfod gegebenen Auslegung: »Dadurch aber, daß die Dasselfliege mit ihrem Summen die durch ihren Stich gefürchteten aculeaten Hymenopteren[1] nachahmt, wird das Rind veranlaßt, die Stelle, an der das Tier ein(?) Ei abgelegt hat, zu belecken; das Ei kommt so in den Schlund und entwickelt sich dort schnell zur Larve.«

Die Frage, ob das Ei mittels Ableckens oder durch die Futteraufnahme in das Innere des Wohntieres gelangt, ist durch das vorher Gesagte bereits zum großen Teil beantwortet, die Möglichkeit, daß auch das Futter als Zwischenträger dienen kann, ist schon deshalb ausgeschlossen, weil die *Hypoderma bovis*-Fliege erfahrungsgemäß ihre Eier nicht an Pflanzen, sondern nur an die Haardecke der Weidetiere absetzt.

Zum Schlusse könnte noch in Erwägung gezogen werden, ob die Larve, falls sie auf der Körperoberfläche aus dem Ei schlüpft, nicht vielleicht aktiv von der Legestelle aus bis zur Maulhöhle auf der Hautdecke wandert, um auf diesem Wege rascher in das Innere des Wirtes zu gelangen. Auch dieser Modus erscheint aus den bereits früher über den Aufenthalt und die Existenzfähigkeit der Larven auf der Körperoberfläche erwähnten Gründen ausgeschlossen.

---

[1] Mir scheinen hier weniger die Hymenopteren als die Stechbremsen — Tabaniden — in Betracht zu kommen.

tractionen und Schleimhautverschiebung, welche ohne Zutun der Larve eine Lageveränderung derselben herbeizuführen imstande waren, nicht zu übersehen, anderseits um mich von der aktiven Tätigkeit der Larve bei der Weiterbewegung zu überzeugen. Nach einigen Stunden hatten, wenn auch nicht alle, so doch vereinzelte Larven einen Weg von einigen Millimetern zurückgelegt. Wie nach dem Aufschneiden der Schleimhaut durch die Untersuchung der Larven mittels einer guten Lupe festgestellt werden konnte, waren diese Schmarotzer in der Richtung des Kopfes gewandert, ein Anhaltspunkt dafür, daß die zarten Mundwerkzeuge zur Durchbohrung des lockeren Gewebes während der Wanderzeit benutzt werden, die kräftig bedornte hintere Stigmenplatte aber erst am Ende des ersten Stadiums zur Durchlöcherung der derben Cutis in Tätigkeit tritt. — Wie gut sich spinale Larven nach Überimpfung im subcutanen Gewebe zu entwickeln vermögen, und mit welcher Schnelligkeit sie daselbst wandern, hat KOOREVAAR durch einen Impfversuch an einem Hund sehr schön nachgewiesen.

3. Die Weiterwanderung der Larve des ersten Stadiums im Körper des Wohntieres mit besonderer Berücksichtigung ihres Aufenthaltes im Wirbelkanal und in der Subcutis.

Während KOCH u. a. schon in den Monaten Juni—Juli fast mit dem ersten Auftreten der Larven in der Oesophaguswand — auch solche in der Bauchhöhle beobachtet haben, konnte ich erst — wie bereits erwähnt — von September an daselbst auf der ersten Magenabteilung und am Milzrande die Schmarotzer entdecken. Nach den allgemein gemachten Beobachtungen läßt sich aber mit Bestimmtheit sagen, daß, solange Larven in der Schlundwand anzutreffen sind, dieselben — wenngleich vereinzelt — auch in der Bauchhöhle zu finden sind. Abgesehen von einigen andern Stellen der Bauchhöhle — im Gekrösfett des Dünndarmes, unter dem Peritoneum der linken Flankengegend und im Netzfett — an denen nur hin und wieder verirrte Schmarotzer auftreten, habe ich bei den meisten Weidetieren während der Herbstmonate die Larven und ausgebreitetsten Larvengänge in dem Fettgewebe und Bindegewebe, welches nach der Wirbelsäule zu gelegen ist, insbesondere an den Zwerchfellpfeilern, dem Milzrande, der Nierenkapsel und dem Mediastinum gefunden. Wenn an diesen Stellen die Parasiten nicht mehr anzutreffen waren, dann zeigten sich sicher Larvengänge, deutlich erkennbar an der gelblichen Verfärbung und der serösen oder gelatinösen Durchfeuchtung des lockeren Bindegewebes, welches die einzelnen Gewebsmassen und Organe miteinander verbindet.

Trotzdem die meisten Weidetiere, wie aus den Larvenfunden in der Schlundwand und den späteren Dasselbeulen hervorgeht, mit einer großen Zahl von Schmarotzern — durchschnittlich bis zu 20 und 30 Stück — behaftet sind, findet man selbst in den von denselben mit Vorliebe eingeschlagenen Bahnen der Bauchhöhle doch immer nur vereinzelte Exemplare, deren Gesamtzahl daselbst gegenüber der Larvenanhäufung in der Submucosa des Schlundes verschwindend klein ist. — Diese Erscheinung läßt sich einesteils dadurch erklären, daß die Larven nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten und zwar jedesmal nur in geringer Zahl von der Schlundwand aus zur Bauchhöhle hin auswandern, andernteils aber auch durch den weiteren Umstand, daß die größte Zahl der Larven vom Endteile des Schlundes aus den kürzesten Weg zu ihrem zweiten Sammelpunkt — dem Wirbelkanal — einschlägt, diese kurze Strecke mit Hilfe der großen Bewegungsfähigkeit aber schnell zurücklegt und infolgedessen auch rasch aus der Bauchhöhle verschwindet. Hierzu kommt noch, daß sich die Bauchlarven durch ihre versteckte Lage im Gewebe und infolge der Unzugänglichkeit einzelner Organe und Fleischteile für die Untersuchung sehr häufig dem Auge des Forschers entziehen. Außerdem muß berücksichtigt werden, daß infolge des größeren Umfanges der Brust- und Bauchhöhle die Larven mehr verteilt sind, sich also nicht auf eine kleine Fläche wie beim Schlunde konzentrieren. Hierdurch wird das Auffinden derselben wesentlich erschwert.

Sobald die Parasiten die Oesophaguswand verlassen haben, können sie nach den gemachten Befunden unter Benutzung der bindegewebigen Umhüllung der Gefäße und Nerven mit Leichtigkeit von dem Mediastinum, der Wand der ersten Magenabteilung, der Milz und dem Endteile des Schlundes die Wirbelsäule erreichen. Der direkteste Weg von den soeben genannten Stellen der Bauchhöhle zum Wirbelkanal führt entweder der Nierenkapsel oder den Zwerchfellpfeilern entlang; in der Brusthöhle geht derselbe längs der Außenwand des Schlundes im Verlaufe des Mediastinums und des Zwerchfells. Daß diese Teile, speziell die der Bauchhöhle, von den Larven zu ihrer Wanderung nach den Wirbellöchern am meisten benutzt werden, beweist die Beobachtung, nach welcher an keiner andern Stelle so auffallende Gewebsveränderungen infolge der Larvenbewegung zu finden sind, wie hier. Diese Wahrnehmungen und die daraus gezogenen Schlußfolgerungen sind nicht allein von mir, sondern von vielen Beobachtern gemacht worden. Am häufigsten waren die Larven an diesen

Stellen in den Monaten Dezember und Januar zu treffen, zu derselben Zeit zeigten sich auch die pathologischen Gewebsveränderungen daselbst am ausgebreitetsten und ausgeprägtesten. Daß die Parasiten, um in den Wirbelkanal zu gelangen, ihren Weg, nachdem sie das intermuskuläre Bindegewebe der unteren Rückenmuskeln (Lendenmuskeln) durchwandert haben, durch die Zwischenwirbellöcher nehmen und durch dieselben wieder zurückwandern, konnte ich verschiedentlich beobachten. So fand ich im Januar bei drei Weideochsen in den Wirbellöchern zwölf Larven, welche sich zum Teil begegneten, deren Wanderrichtung also, nach der Kopfstellung zu urteilen, teils nach dem Inneren des Wirbelkanals teils entgegengesetzt — nach außen — ging. Berg hat außerdem im intermuskulären Bindegewebe zwischen dem kleinen Lendenmuskel und Hüftmuskel Larven angetroffen; ich habe daselbst niemals die Schmarotzer finden können, daß dieselben aber durch dieses Gewebe wandern, beweisen die von mir oft beobachteten unverkennbaren krankhaften Veränderungen zwischen den einzelnen Muskellagen. — Auch der Umstand, daß im Wirbelkanal vom Dezember bis Februar die meisten Larven in der Nähe der Wirbellöcher — dem Kreuzungspunkte — zu finden sind, weist darauf hin, diese als die Ein- und Ausgangspforten der Larvenwanderung zu betrachten.

Daß nicht alle Larven diesen direkten Weg einschlagen, sondern einzelne an ganz entlegenen Körperstellen angetroffen werden, ist bereits gesagt worden. Einige von den Schmarotzern werden, wenn sie auf diesen Irrfahrten nicht die nötigen Lebensbedingungen finden, zugrunde gehen, andre werden als Nachzügler zu einer außergewöhnlich späten Jahreszeit auf der Hautoberfläche in den Dasselbeulen zum Vorschein kommen, und der kleinste Teil wird überhaupt nicht in einem Jahre zur Entwicklung gelangen, sondern anstatt etwa 10 Monate nahezu $1^3/_4$ Jahre im Tierkörper wandern, bis er zur Dasselbeulenbildung Veranlassung gibt. Von dem Zugrundegehen der Larven im Wohntiere kann man sich durch genaue Untersuchungen geschlachteter Weidetiere fast stets überzeugen; man findet diese degenerierten Schmarotzer in geringer Zahl in der Schlundwandung, meist aber subpleural oder subperitoneal in der Bauchhöhle, sie treten infolge ihrer grüngelben Farbe deutlicher als die lebensfähigen Larven in dem Gewebe hervor. Sie sind größtenteils verkäst, nur selten lagern sich Kalksalze in der käsigen Masse ab, aber regelmäßig werden sie von einer schwachen bindegewebigen Hülle umgeben. So häufig man beobachten kann, daß verirrte Larven erst spät, aber immer noch innerhalb der normalen Entwicklungszeit

von etwa $^{3}/_{4}$ Jahren an der Oberfläche der Haut in den Dasselbeulen erscheinen, so selten — die Literatur verzeichnet bislang keinen derartigen Fall — hat man die Wahrnehmung gemacht, daß die Schmarotzer ausnahmsweise fast $1^{3}/_{4}$ Jahre im Wohntiere verweilen, bis sie wieder mit der Außenwelt in Verbindung treten und zur vollen Entwicklung kommen. Einen derartigen Fall konnte ich unter einem Milchviehbestand eines Gutsbesitzers in Göttingen beobachten. Eine Kuh, welche bis zum Herbste des Jahres 1904 in den Elbinger Niederungen Weidegang gehabt hatte, wurde im März 1905 an den erwähnten Gutsbesitzer verkauft und war seit dieser Zeit nicht wieder aus dem Stalle gekommen. Im April 1906 zeigte diese Kuh in der Lendengegend fünf Dasselbeulen, aus welchen beim Druck die Larven des dritten Stadiums von *Hypoderma bovis* schlüpften. Da im weitesten Umkreis von Göttingen die *Hypoderma bovis*-Fliege nicht vorkommt, und die Kuh seit dem Jahre 1904 nicht wieder auf die Weide, seit März 1905 überhaupt nicht mehr aus dem Stalle gekommen war, muß die Invasion bereits im Jahre 1904 auf den Elbinger Weiden, wo diese Fliege heimisch ist, stattgefunden haben. Nach Mitteilungen des in seinen Angaben sehr zuverlässigen Besitzers und des Schweizers haben sich im Frühjahr 1905 — also innerhalb der normalen Entwicklungszeit — bei der Kuh keine Dasselbeulen gezeigt.

Daß zwei Invasionen von zwei Sommern bei demselben Rinde vor kommen können, ist schon leichter zu erklären und auch von Koorevaar konstatiert worden, derselbe fand »beinahe ausgewachsene *Hypoderma*-Larven in den Dasselbeulen und die jüngsten Larven der neuen Invasion in der Schlundwand«.

So wenig erforderlich es ist, daß alle Larven der Oesophaguswand, um zu ihrer Endstation — der Subcutis — zu gelangen, erst die Bauchhöhle passieren müssen, ebensowenig, ja noch viel weniger ist es Bedingung, daß die bereits in der Bauchhöhle wandernden Schmarotzer auf ihrem Weg zum subcutanen Gewebe vorher den Wirbelkanal als Zwischenstation benutzen. Es sind direkte Larvenwanderungen vom Schlunde zur Subcutis mit Umgehung der Bauchhöhle, und von der Bauchhöhle zum Unterhautbindegewebe ohne vorherige Passage durch den Wirbelkanal beobachtet worden. Derartige Extratouren müssen jedoch als Ausnahmen bezeichnet werden, ebenso die direkte Einwanderung der Larven in die Bauchhöhle von der Einmündungsstelle der Speiseröhre in den Magen unter Vermeidung der monatelangen Wanderung durch das submucöse Gewebe des Oesophagus. Daß der Aufenthalt der Hypodermenbrut in der Schlundwand und

im Wirbelkanal zu bestimmten Perioden der Larvenentwicklung aber Regel ist, das beweist die stets innerhalb gewisser Monate des Jahres daselbst zu beobachtende starke Ansammlung jener Parasiten.

Die ersten Larven im Wirbelkanal der Weidetiere fand ich im Monat November, also zu einer Zeit, in der bei den meisten Weiderindern auch die Schlundwand noch stark mit Schmarotzern durchsetzt war. Am häufigsten und zahlreichsten konnte ich sie in den Monaten Januar und Februar daselbst antreffen, im März dagegen wurden sie schon seltener, und nach März traten sie an dieser Stelle nur ganz vereinzelt auf, um in den Monaten Juni, Juli und August aus dem Fett des Wirbelkanals fast vollständig zu verschwinden. Aus meinen Befunden, auf die ich noch einmal näher zurückkommen werde, läßt sich in Übereinstimmung mit den von andrer Seite gemachten Beobachtungen der Schluß ziehen, daß die Larven fast regelmäßig von Ende Dezember bis Mitte März den Wirbelkanal passieren. Daß Ausnahmen vorkommen, habe ich bereits angedeutet; Koorevaar hat beispielsweise im Wirbelkanal schon im August und Hinrichsen noch bis Mai und Juni daselbst Schmarotzer angetroffen.

Die Zahl der Weidetiere, bei welchen Larven im Wirbelkanal zu finden sind, ist bedeutend geringer als die von Rindern, in deren Schlundwand Schmarotzer beobachtet werden. Das diesbezügliche Ergebnis meiner Untersuchungen wird erklärlicherweise von dem Zeitpunkte beeinflußt, an welchem die Untersuchungen des Wirbelkanals nach Larven vorgenommen wurden; im Monat Dezember waren beispielsweise etwa 5%, im Januar und Februar nahezu 35% und im März ungefähr 8% aller geschlachteten Weidetiere mit spinalen Larven behaftet. In den Monaten vor- und nachher schwankt die Zahl zwischen ganz geringen Prozentsätzen. — Fast in dem gleichen Verhältnis nimmt auch die Zahl der im Wirbelkanal der Weiderinder zu findenden Schmarotzer ab. Im Dezember fand ich daselbst durchschnittlich 5—7, im Januar und Februar 12—15 und im März kaum 6—8 Larven. Nur vereinzelt trifft man sie daselbst vor Dezember und nach März. Diese Zahlenangaben können selbstverständlich nicht als Norm für alle Gegenden und Verhältnisse betrachtet werden, denn die diesbezüglichen Ergebnisse sind nicht allein von der Sorgfalt und Zahl der Untersuchungen, sondern sehr häufig auch von dem glücklichen Zufall und der günstigen Gelegenheit, besonders aber von dem Weidegang der Tiere abhängig. Koorevaar hat z. B. bei einem jungen Rinde zwischen Oktober und Januar einmal 57 spinale Larven angetroffen. —

Der kleine Prozentsatz der im Wirbelkanal inficierten Tiere und die verhältnismäßig geringe Zahl der dort gefundenen Larven sind nur dadurch zu erklären, daß einesteils die spinalen Larven unter Umständen sehr schwer zu erkennen, bzw. zu finden sind, und deshalb manches Exemplar dem Untersucher entgehen wird, daß andernteils aber auch während der Monate Dezember bis April die Gesamtzahl der im ganzen Tierkörper enthaltenen Larven sich unter Umständen auf fünf Körperstellen — Schlund, Brusthöhle, Bauchhöhle, Wirbelkanal und Subcutis — verteilt, und hierdurch die Zahl der im epiduralen Fett der Wirbelsäule anzutreffenden Larven dementsprechend reduziert wird.

Schon mit Rücksicht auf den Weg und den Ort, welchen die Schmarotzer zur Ein- und Auswanderung in den Wirbelkanal größtenteils benutzen, kann es nicht überraschen, daß gerade das epidurale Fett der Lendenpartie die meisten Larven hat, und daß sich als natürliche Konsequenz in diesem Fett- und Bindegewebe auch die ausgesprochensten pathologischen Veränderungen zeigen. In der Lendengegend des Wirkelkanals tritt uns eine ganz ähnliche Erscheinung wie an der Einmündungsstelle des Schlundes in den Magen entgegen, nämlich der Hauptinvasionsort kennzeichnet sich hier wie dort durch die größere Zahl der zu findenden Schmarotzer und durch die ausgeprägteren Gewebsveränderungen. Vorwiegend von der Lendenpartie aus findet dann analog der Larvenbewegung in der Schlundwandung die Wanderung der Parasiten durch die ganze Länge des Wirbelkanals statt. Dieses stete Hin- und Herwandern der Larven, sowohl in der Submucosa der Speiseröhre, als auch unter der Serosa der Brust- und Bauchhöhle und im subperiostalen Fette des Wirbelkanals, ist eine unbedingte Notwendigkeit für die Weiterexistenz der Schmarotzer, denn hierzu treibt sie nicht nur das Nahrungsbedürfnis, sondern auch die Gefahr der Einkapselung, die bei der Ruhelage der Parasiten infolge der Reaktion des Gewebes unausbleiblich wäre. Auch innerhalb des Wirbelkanals wandern sie im Bindegewebe und Fettgewebe zwischen Dura mater und Periost. Ihre Gänge kennzeichnen sich durch die bereits beschriebenen charakteristischen Gewebsveränderungen, welche infolge der intensiveren Grüngelbfärbung hier noch deutlicher hervortreten und infolgedessen für die Suche nach Larven im Fett des Wirbelkanals einen wertvollen Anhaltspunkt bieten. Am sichersten sind die Schmarotzer im Wirbelkanal zu finden, wenn man die Weidetiere direkt nach der Schlachtung, solange das epidurale Fett noch nicht geronnen ist, untersucht, denn sobald dasselbe starr geworden ist, liegen die Larven so fest eingebettet und lassen sich so schwer von dem sie umgebenden

Gewebe unterscheiden, daß es der größten Aufmerksamkeit bedarf, um zu einem positiven Resultate zu kommen.

Nach Durchsägung der Wirbelsäule in der Längsrichtung und durch die Mitte des Kanals löst man, um Larven zu finden, von den Wirbellöchern und den darin befindlichen Umhüllungen der Nervenstränge ausgehend, mittels einer Pinzette die Fettschicht vom Periost und der Dura mater sorgfältig ab; in der Regel findet man dann beim Zerzupfen des Fettes in der Nähe einer gelblichgrünen, oft auch schwach blutdurchtränkten, ödematösen Stelle die durchschnittlich 10—12 mm langen Schmarotzer. Sie liegen in keiner bestimmten Richtung, ein Teil derselben, und zwar der größere, lagert parallel zur Längsachse der Wirbelsäule, das Kopfende entweder caudal oder nach vorn gerichtet, der andre kleinere Teil zeigt sich in der Querlage zur Längsachse des Tieres oder in der Schrägstellung. Im Gegensatz zu den glashellen, durchscheinenden Schlundlarven sind die spinalen Schmarotzer meist undurchsichtig infolge ihres grünlichgelben Darminhalts, der auch als gleichfarbenes Excrement in den Larvengängen des Fettes zu finden ist. Außer der Größenzunahme und dieser für die spinalen Larven charakteristischen Verfärbung sind bei mikroskopischer Untersuchung weder an der äußeren Struktur noch am inneren Bau der Larve Veränderungen zu bemerken.

Die Literatur verzeichnet einige Fälle, in denen angeblich *Hypoderma bovis*-Larven im Rückenmarkstrang von Pferden gefunden worden sind, und zwar seien hier die Schmarotzer durch die Dura mater bis zu den Nervencentren, ja bis ins Gehirn vorgedrungen und hätten Lähmungen des Halses und des Kopfes verursacht. — Da der Sitz der Larven nie genau beschrieben worden ist, und man außerdem in keinem Falle einwandsfrei nachgewiesen hat, daß diese Schmarotzer tatsächlich Larven von *Hypoderma bovis* waren, sind die angeführten Fälle vorerst als Ausnahmen zu betrachten, ebenso wie die bei einigen Pferden beobachtete Dasselbeulenbildung in der Sattellage und an andern Körperstellen.

Desgleichen wird in der Literatur berichtet, daß in vereinzelten Fällen *Hypoderma bovis*-Larven subcutan beim Menschen beobachtet worden seien und zu ausgeprägten Dasselbeulenbildungen Veranlassung gegeben hätten. Die Beschreibung der meist operativ entfernten Larven gibt keinen sicheren Anhaltspunkt, ob es sich hier tatsächlich um eine verirrte *Hypoderma bovis*-Larve oder um eine besondere Abart — »*Oestrus hominis*« — gehandelt hat.

Obgleich schon, wie erwähnt, von KOOREVAAR mit Erfolg eine

Überimpfung von spinalen Larven in das subcutane Bindegewebe einer Ziege vorgenommen worden war, und die eingeimpften Schmarotzer sich auch so weit entwickelten, daß daraus Puppen und Hypodermenfliegen gezüchtet werden konnten, unterließ ich es nicht, mit Larven aus dem Wirbelkanal an einem Kalbe einen ähnlichen subcutanen Impfversuch zu machen. Von den acht im Januar ins Unterhautbindegewebe eingeimpften Parasiten verursachten vier Stück im März bis April Dasselbeulenbildung. Leider konnte ich die im Mai ausgeschlüpften Hypodermenlarven nicht zur Verpuppung bringen, da sie schon nach einigen Tagen trotz sorgfältigster Behandlung in der Erd- und Laubschicht unter der Einwirkung von Pilzen zugrunde gingen.

Nach einer etwa 2—3 Monate langen Wanderung im Wirbelkanal strebt der größte Teil der Larven von Januar an bis zum März seinem Endziele — der Subcutis — zu. Der Weg aus dem Wirbelkanal durch die Wirbellöcher ist denselben insofern vorgeschrieben, als dies die einzigen Öffnungen der knöchernen Hülle dieses Kanals sind. Daß man die Parasiten auf ihrer Ein- und Auswanderung durch diese Ausführungsgänge, in der bindegewebigen Umhüllung der Gefäße und der Nerven liegend, schon vielfach in den verschiedensten Stellungen überrascht hat, habe ich bereits bei meinen eignen Befunden erwähnt. Es wäre infolgedessen nur noch die Frage aufzuwerfen, welchen Weg schlagen die Larven nunmehr ein, nachdem sie den Wirbelkanal verlassen haben, und der Verlauf der Blutgefäße und der Nerven nicht mehr als Richtschnur dienen kann? Die Ausmündungsstellen und die nächste Umgebung der Wirbellöcher in der Lendengegend sind ringsum, besonders nach der Seite und nach oben hin, mit dicken, festen Muskelwülsten umlagert. Lockeres Gewebe, welches von der Larve ohne große Schwierigkeit durchwandert werden kann, findet sich nur zwischen den einzelnen Muskelgruppen als intermuskuläres Bindegewebe.

Zweifellos wird dieses lockere Gewebe der Rückenmuskeln zur Weiterwanderung in die Subcutis benutzt. Hierauf deuten in erster Linie die daselbst gefundenen Larven hin. Koch hat im intermuskulären Bindegewebe zwischen den Rückenmuskeln und Horne zwischen dem kleinen Lendenmuskel und Hüftmuskel die Schmarotzer wahrgenommen. Daß sie dort nicht häufiger entdeckt worden sind, dürfte durch die Kürze des Weges von der Wirbelsäule zur Subcutis, durch die Schnelligkeit der Larvenwanderung, vor allem aber durch die aus materiellen Gründen nicht zahlreich und intensiv genug ausgeführten Untersuchungen dieser wertvollsten Fleischteile seine

Erklärung finden. Ich habe trotz eifrigen Suchens, soweit dasselbe gelegentlich der Fleischbeschau am tauglichen Tierkörper ohne Schaden für den Besitzer statthaft war, und trotz aller Bemühungen bei einigen beanstandeten Tieren, an welchen eine uneingeschränkte Untersuchung dieser Muskelpartien vorgenommen werden konnte, die Schmarotzer im Zwischengewebe der Rückenmuskeln niemals finden können, dagegen teilte mir ein glaubwürdiger Schlachtermeister mit, daß ihm von einem Kunden einmal ein Roastbeef zurückgebracht worden sei, weil sich Larven zwischen den Muskellagen befunden hätten. So selten diese Befunde aus den angegebenen Gründen sind, so häufig sind vielerseits und in einigen Fällen auch von mir die unverkennbaren Veränderungen der Larvenwanderung im intermuskulären Bindegewebe der Rückenmuskulatur wahrgenommen worden. Diese Erscheinungen sind daselbst oft so ausgebreitet, daß man auf eine starke Frequenz dieses Weges zum subcutanen Gewebe schließen kann. — Derartige Fälle werden auch von vielen Schlachtern bestätigt; in zwei Fällen, die mir bekannt sind, wurden Rostbratenstücke von Fleischergeschäftsinhabern wegen des ekelerregenden Aussehens dieser Teile infolge Larvenirritation zur Entschädigung an den Schlachtviehversicherungsverein, der auch Fleischteile vergütet, zurückgesandt. Ich konnte mich als Sachverständiger dieses Vereins von der ekelerregenden Beschaffenheit des intermuskulären Bindegewebes, die wegen ihrer charakteristischen Merkmale zweifellos auf Larveneinwirkung zurückzuführen war, in jedem Falle persönlich überzeugen.

Daß die Larven auf dem Wege zum Unterhautbindegewebe das eigentliche Muskelgewebe durchbohren, ist mit Rücksicht auf die sich dabei entgegenstellende Schwierigkeit und die Wahrnehmung, daß der Schmarotzer überall auf seiner Wanderung im Tierkörper das lockere, weniger widerstandsfähige Gewebe bevorzugt, nicht wahrscheinlich, zumal bislang noch von keiner Seite in der Tiefe des Muskelgewebes Hypodermenlarven oder Gänge einwandsfrei beobachtet worden sind.

Fast unmittelbar nach dem Beginn der ersten Auswanderung der Schmarotzer aus dem Wirbelkanal — also von Januar an, in ganz vereinzelten Fällen schon früher — zeigen sie sich auch schon im Unterhautbindegewebe der Rücken- und Lendengegend, um daselbst nur noch eine kurze Zeit hindurch ihr Wanderleben fortzusetzen. Zumeist und am frühesten erscheinen sie subcutan in der Lendengegend, in kleinerer Zahl aber fast ebenso regelmäßig kann man sie zu derselben Zeit auch in der hinteren Partie der Rückengegend beobachten; an

allen andern Stellen des subcutanen Gewebes fehlen sie oder sind nur höchst selten und ganz vereinzelt anzutreffen. — Da man alljährlich beim Abhäuten der geschlachteten Weidetiere diese Wahrnehmung machen kann, und außerdem an diesen Stellen in Schichten, welche tiefer als das Unterhautbindegewebe liegen, z. B. unter den Fascien der Muskeln, Larven antrifft, wird die vorstehende Auslegung der Schmarotzerwanderung vom Wirbelkanal zur Subcutis wesentlich unterstützt. Das Unterhautbindegewebe der Lendengegend kann als letzte Hauptsammelstelle der größten Zahl der im Sommer in das Innere des Wohntieres eingedrungenen Parasiten betrachtet werden, trotzdem hier die darüber gelegenen Hautpartien wegen ihrer Dicke und ihrer derberen Struktur der später stattfindenden Durchlöcherung den größten Widerstand entgegensetzen. — Nicht zu einem gegebenen Zeitpunkte und nicht insgesamt, sondern zu verschiedenen Zeiten und verteilt, stellen sich die Larven in der Regel innerhalb der Monate Januar—April in der Subcutis ein und beschränken hierselbst ihre Kreuz- und Querwanderung auf eine Fläche, welche sich in der Länge ungefähr vom vorletzten Rückenwirbel bis zum letzten Lendenwirbel und in der Breite etwas über das laterale Ende der Querfortsätze der genannten Wirbel ausdehnt. Auch in der Zeit, in welcher nur wenige Parasiten anzutreffen sind, finden sich an keinen andern Stellen im Tierkörper, die von Larven heimgesucht werden, derartig auffallende und ekelerregende Veränderungen wie in dem Unterhautgewebe der Lenden- und hinteren Rückengegend. Die stete Wanderung der Larven auf einem bestimmten Komplex macht dies schon erklärlich, und daß diese pathologischen Veränderungen der Subcutis mit der Zahl der sich hier ansammelnden Schmarotzer ausgeprägter werden müssen, bedarf keines besonderen Hinweises. Bei starker Larvenansammlung zeigt sich die gesamte Subcutis der bereits näher bestimmten Lenden- und Rückenpartie als eine schmierige, sulzige Masse, welche mit Blutungen, grünlichgelben Ödemen, mit Larvenexcrementen und Eitermassen durchsetzt ist, und einen überaus ekelerregenden Eindruck macht. Die pathologischen Veränderungen treten nicht nur auf der oberflächlichen Schicht des subcutanen Bindegewebes auf, sondern sie erstrecken sich auch bis ins Unterhautfettgewebe, ja bis in die Fascien der Rückenmuskulatur. Beim Enthäuten derartiger Weidetiere entleert sich aus den entzündlichen Ödemen ein blutserumähnliches Exsudat, unter Umständen sogar eine blutig grünliche Eitermasse, welche durch Abfließen auch den nach unten gelegenen Stellen des enthäuteten Tierkörpers ein unappetitliches Aussehen gibt.

Einige Stunden nach der Schlachtung sind an dem erkalteten Fleische die krankhaft veränderten Teile eingetrocknet und verleihen der Oberfläche ein blutrünstiges Aussehen.

Beim Beobachten dieser ganz auffallenden Gewebsveränderungen infolge der Larvenwanderung drängt sich die Frage auf, wodurch werden die Infiltrationen hervorgerufen? JENSEN-Kopenhagen hat hierüber Untersuchungen an ödematös veränderten Schlunden und Impfversuche mit zerstoßenen sterilisierten Larven vorgenommen und ist dabei zu der Annahme gekommen, daß die pathologischen Prozesse weder auf die mechanisch-traumatische Larveneinwirkung noch auf eine Bakterieninfektion zurückzuführen sind, sondern daß sie, wie ich bereits bei der Beschreibung der stark entwickelten Speicheldrüsen angedeutet habe, durch eine toxische Einwirkung von seiten der Schmarotzer verursacht werden. — Diese Toxine sollen die Endothelzellen der Capillaren derartig irritieren, daß — solange der Reiz dauert — eine starke Lymphausscheidung stattfindet, und — sobald derselbe aufhört — die Lymphe ebenso rasch wieder resorbiert wird. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit einesteils durch den negativen Befund der bakteriellen Untersuchung des infiltrierten Gewebes, andernteils durch die Beobachtung, daß die Ödeme mit der Auswanderung der Larve wieder spurlos verschwinden.

Die Zahl und der Grad der Entwicklung der im subcutanen Gewebe anzutreffenden Larven ist je nach dem Zeitpunkte, an dem die Untersuchung vorgenommen wird, sehr verschieden. Im Januar habe ich bei einzelnen Weidetieren subcutan durchschnittlich 3 bis 4 Schmarotzer angetroffen, welche sich alle noch im Wanderstadium befanden, im Februar dagegen konnte ich bei jedem Weidetiere daselbst etwa 8 bis 10 Stück feststellen, die größenteils noch dem ersten Stadium angehörten, zum Teil aber auch schon die erste Häutung hinter sich hatten und in einer bindegewebigen Kapsel lagen; im März waren hier immer noch Larven ersten Stadiums anzutreffen, die meisten der Schmarotzer hatten jedoch schon das zweite Stadium erreicht, und nur der kleinere Teil gehörte noch dem ersten Stadium an, die Gesamtzahl pro Tier in diesem Monat betrug im Mittel 14—16; im April waren im Unterhautgewebe die drei Stadien vertreten, die meisten Larven befanden sich im zweiten, viele schon im dritten, insgesamt belief sich die Durchschnittszahl in diesem Monat auf 18—20 Stück für jedes Weidetier; im Mai waren in der Subcutis vorwiegend Larven zu konstatieren, welche sich bereits zweimal gehäutet hatten, eine kleine Zahl hatte die

erste Häutung durchgemacht, und nur ganz vereinzelte Larven befanden sich noch im Wanderstadium; die Gesamtdurchschnittsziffer der subcutanen Schmarotzer für Mai betrug bei einem Tier 25 Stück. In den nun folgenden Sommermonaten habe ich keine weiteren Aufzeichnungen gemacht. Die während dieser Zeit in der Subcutis gefundenen Larven hatten zum größten Teil das dritte Stadium erreicht, samt den wenigen Schmarotzern zweiten Stadiums waren sie eingekapselt, kommunicierten durch die Öffnung der Dasselbeule mit der Außenwelt und suchten ihren Wirt zu verlassen, um sich in der Erde zu verpuppen.

Fast in dem gleichen Verhältnis, in welchem vom Januar an die Zahl der Parasiten im Unterhautbindegewebe zugenommen hatte, nahm sie vom Juni an auch wieder durch Ausschlüpfen aus den Dasselbeulen ab, bis im August und September kaum noch subcutane Larven zu finden waren.

Die Gesamtaufenthaltszeit der Schmarotzer in der Subcutis beträgt etwas über $3^1/_2$ Monate, wovon etwa 8—10 Tage für die Wanderzeit daselbst in Anrechnung zu bringen sind. Diese Dauer läßt sich annähernd dadurch bestimmen, daß, nachdem beim Schlachten der Weidetiere im Januar die allerersten Larven im Bindegewebe unter der Haut noch wandernd getroffen werden, etwa 10 Tage später schon bei andern Tieren die Einkapselung der Schmarotzer wahrzunehmen ist. Daß sie innerhalb dieser Frist von etwa 8 Tagen in lebendiger Bewegung sind, zeigen die krankhaften Veränderungen des subcutanen Gewebes zur Genüge.

Es kann nach der bislang gegebenen Darstellung des Entwicklungsganges der Larve nicht auffallen, daß etwa 96% aller Weidetiere, welche aus Gegenden kommen, in welchen die *Hypoderma bovis* heimisch ist, mit subcutanen Larven bzw. Dasselbeulen behaftet sind, während der Prozentsatz der Schlachttiere, bei welchen spinale Schmarotzer festgestellt werden konnten, ein verhältnismäßig geringer (35%) und der mit Oesophaguslarven versehenen Rinder wieder ein verhältnismäßig sehr hoher, ja sogar der höchste (98%) ist. Die Gründe für diese Erscheinung sind bereits näher erörtert worden, es wäre nur noch kurz hinzuzufügen, daß die außerordentlich geringe Differenz zwischen dem Prozentsatz der mit Schlundlarven und der mit subcutanen Schmarotzern anzutreffenden Weidetiere durch das leichtere Auffinden und Erkennen derselben an diesen Stellen bedingt wird. Dieses Moment fehlt zu der Zeit, in welcher die Larven vom Oesophagus aus mit besonderer Bevorzugung des Wirbelkanals dem Unterhautbindegewebe zustreben. Vergleicht man nun noch die Stückzahl der in den einzelnen Körperstellen — in der Submucosa des Schlundes, in dem

Wirbelkanal und in dem Bindegewebe unter der Haut — zu findenden Larven, dann ist die Zahl der im Februar und März in der Subcutis liegenden Schmarotzer nur um wenige Exemplare geringer als die Summe der Schmarotzer, welche im Oktober, November im Oesophagus angetroffen wird, aber im Durchschnitt erheblich größer als die Zahl der spinalen Larven. — Dieser Vergleich gibt genügende Aufklärung darüber, daß ein großer Teil der Schmarotzer während der Wanderung vom Schlunde zur Subcutis bei den Untersuchungen nicht gefunden wird, daß auch diejenigen Parasiten, welche den Wirbelkanal auf dieser Wanderung nicht aufsuchen, sondern sog. Abwege benutzen, meistens doch noch zum Unterhautbindegewebe gelangen, daß nur sehr wenige Larven im Tierkörper während der Wanderzeit zugrunde gehen, und daß nur in sehr seltenen Ausnahmefällen dieselben zu ihrer Entwicklung länger als ein Jahr im Wohntier zubringen.

Solange die Larven im subcutanen Gewebe wandern, gehören sie noch dem ersten Stadium an und zeigen gegenüber den spinalen Schmarotzern nur unwesentliche Veränderungen, sie haben teilweise an Größe zugenommen, so daß sie nunmehr durchschnittlich 16 mm lang sind, die Segmentierung, die Stigmen und der Mundapparat sind deutlicher sichtbar, und die Farbe ist vom Grünlichen wieder ins Weißlichgelbe übergegangen.

Häufig hatte ich, wenn die Weidetiere abgehäutet wurden, Gelegenheit, die Larven bei ihrer Bohrtätigkeit durch die Cutis anzutreffen. Es waren nur Larven ersten Stadiums, welche diese Arbeit verrichteten, sie hatten sich mit ihrem Analende so fest in das cutane derbe Gewebe eingebohrt, daß der übrige Körper mit dem Kopfende wie ein Spieß aus der unteren Hautfläche hervorragte. Bei genauer Untersuchung der subcutanen Fläche der Haut waren hin und wieder Stellen zu finden, an denen die Schmarotzer bereits Bohrversuche gemacht hatten, ohne die Haut vollständig durchlöchert zu haben. An diesen angenagten Stellen fanden sich weder Larven noch eingekapselte Schmarotzer, ein Beweis dafür, daß der Parasit im ersten Stadium schon während der Wanderzeit derartige Anbohrungen vornimmt.

Sobald die Larve nicht mehr wandert, sondern einige Zeit an einer Stelle in Ruhe bleibt und sich hier zur Körperoberfläche des Wohntieres durchbohrt, beginnt die Einkapselung derselben durch Neubildung von Bindegewebe infolge des fortgesetzten entzündlichen Reizes auf das umliegende Gewebe. Die Larve ist nicht immer bei beginnender Einkapselung mit ihrem Bohrkanal bereits bis zur Oberfläche der Haut durchgedrungen,

ich habe bei meinen Untersuchungen ganz frisch eingekapselter Schmarotzer in einigen Fällen keine totale Durchlöcherung der Kapseln gefunden, meistens war jedoch eine Öffnung nach außen bei vollendeter Einkapselung vorhanden, auch wenn die Larve die erste Häutung noch nicht durchgemacht hatte. Wenn die vollständige Durchlöcherung der Cutis bei der Verkapselung noch nicht stattgefunden hat, dann erfolgt sie jedenfalls sehr rasch nach derselben. Die jüngste Kapsel mit der Larve erhebt sich an der subcutanen Fläche der Haut als ein bohnengroßer, scharf umschriebener, derber, schmutziggrauer Knoten, der sich beim Einschneiden zuerst dünnwandig, später dickwandiger zeigt und einen blutigwässerigen, manchmal auch graugelben schmierigen Inhalt entleert. Die Kapsel wird allmählich größer, die Wände werden durch Neubildung von Bindegewebe derber, und der Inhalt wandelt sich in einen gelben, eitrigen Brei um, in welchem die Larve ruht. Der Bohrkanal ist, solange die Larve des ersten Stadiums darin arbeitet, rauhwandig. Sobald die Larven nach der Einkapselung nicht mehr wandern, gehen die Entzündungserscheinungen in der Subcutis zurück und verschwinden nach kurzer Zeit vollständig; nur bei sehr starker Invasion bleibt unter der Cutis eine schwartige Verdickung zurück, welche dem Abhäuten größere Schwierigkeiten entgegensetzt, als das normale lockere subcutane Bindegewebe.

Während oder sofort nach der Durchbohrung der Haut und der Einkapselung findet das jüngste Larvenstadium seinen Abschluß, die erste Häutung des Schmarotzers geht vor sich, und damit beginnt sein zweites Stadium, welches auffallende Veränderungen in bezug auf Form und Ausrüstung mit sich bringt.

4. Die Larve in den folgenden Stadien und die Puppe.

Von Brauer ist die Larve des zweiten Stadiums der *Hypoderma bovis* bereits beschrieben worden. Auf Grund meiner Untersuchungen an einer großen Zahl Larven kann ich seinen Angaben in bezug auf die Bedornung nicht zustimmen, es sei denn, daß sich in die Brauersche Beschreibung ein Druckfehler eingeschlichen hätte, der dahin zu berichtigen wäre, daß in dem Satze »An der Unterseite stehen am Vorder- und Hinterrand des zweiten und neunten Segmentes Querbinden« an Stelle des Wortes »und« »bis« gesetzt würde, so daß der Nachsatz lautete, »des zweiten bis neunten Segmentes«. — Da Brauer nicht ausführlich auf die Beschreibung des zweiten Larvenstadiums eingeht, lasse ich etwas eingehender das Resultat meiner diesbezüglichen Untersuchungen folgen.

Zur Vermeidung von irrtümlichen Auffassungen schicke ich voraus, daß bei Bestimmung der Dimensionen die Längsrichtung der Larve, die Länge der Binden, und die Querachse der Larve die Breite derselben bezeichnet.

Schon mit dem bloßen Auge kann man wahrnehmen, daß die Larve zu dieser Zeit der Entwicklung nicht mehr wie im ersten Stadium cylindrisch ist, sondern durch die Verdickung der vorderen Segmente eine länglich keulenförmige Gestalt angenommen hat. Zeitweise — je nach den Kontraktionen, durch welche die Larve eine Formveränderung herbeiführt — zeigt sie sich auch im hintersten Dritteil am breitesten und verjüngt sich dann nach den Endgliedern hin. Die drei letzten Glieder sind am beweglichsten, sehr deutlich nimmt man dies wahr, wenn die lebende Larve in eine konservierende Flüssigkeit gebracht wird. Schon zu Lebzeiten, noch stärker nach dem Tode krümmt sie sich dann stets in der Weise, daß die Bauchfläche konvex und die Rückenfläche konkav wird. Auf der ventralen Krümmung bemerkt man schon mit dem unbewaffneten Auge 16 mattgraue Querbinden, die lateral endigen und auf acht Glieder verteilt sind. Am zweiten vorderen Segment beginnt die Reihe der parallel miteinander laufenden Querstreifen und endigt mit dem neunten Segmente, infolgedessen erscheint das hintere Larvenende nicht gestreift, sondern weißlichgelb und durchscheinend. Die Streifen sind in der Weise geordnet, daß regelmäßig in jedem Segment auf einen vorderen schmaleren Gürtel ein hinterer breiterer Gürtel folgt. Die schmalen Querbinden werden nach dem hinteren Ende der Larve zu immer schwächer und undeutlicher. Um so auffallender treten am hintersten Gliede die beiden dunkelbraunen Stigmenplatten hervor. Von diesen ausgehend, kann man ohne Vergrößerung auf der Dorsalfläche der Larve, durch die Cuticula durchscheinend, den Verlauf der Hauptracheenstämme verfolgen. Ventral bemerkt man in der Medianlinie besonders der hinteren Glieder schon makroskopisch die blaßgelbe Muskulatur, welche kleine gleichschenkelige Dreiecke bildet, deren Basis regelmäßig unter einem breiten Gürtel liegt. Sehr häufig kann man bei Larven mit durchsichtiger Haut einen rotbraunen, blutserumähnlichen Darminhalt beobachten. Die Larve zweiten Stadiums hat eine Länge von etwa 15 mm und eine Breite von 4—5 mm. Die Farbe derselben ist weiß, die chitinösen Gebilde sind schwarzbraun.

Die genauere mikroskopische Untersuchung zeigt folgendes Bild:

Auf der Dorsalseite ist das erste Glied der Larve unbedornt, das zweite, dritte und vierte Glied sind jedoch mit regelmäßig seitlich von

der Medianlinie gelagerten, aber verschieden gestalteten Dornengruppen versehen. Es lassen sich im zweiten und dritten Segment je ein Paar Dornengruppen des vorderen Segmentrandes und je ein Paar Dornengruppen des hinteren Segmentrandes unterscheiden; im vierten Segment zeigt nur der Vorderrand ein Paar entsprechende Dornenbündel. Die Gestalt dieser Gruppen stimmt nicht bei allen Larven überein, durch die Untersuchungen läßt sich nur ganz allgemein feststellen, daß die Dornenbündel der Vorderränder schärfer und mehr kreisförmig begrenzt sind wie die der Hinterränder, welche parallel zum Rande liegen und kürzer sind. Die Dornengruppen und Dornen in den hinteren Segmenten sind immer mehr in der Rückbildung begriffen, zuweilen sind die Gruppen nur noch durch ganz vereinzelte Dornen angedeutet. Die Dornenrichtung der dorsal gelegenen Gruppen am Vorderrand geht nach hinten und außen. Zwischen diesen hauptsächlich in die Augen fallenden Dornenanhäufungen befinden sich in dem medianen Raume in verschiedener Häufigkeit unregelmäßige Formen gruppenweise zerstreut, die zuweilen noch ein deutliches inneres, d. i. medianes Dornengruppenpaar darstellen. An den Seitenwülsten der Vorderränder des zweiten und dritten Segmentes endigen in je zwei Dornengruppen die ventralen Querbinden. Das letzte Glied der Larve ist punktförmig mit zarten nach vorn gescheitelten Dornen besetzt. Ein Vergleich dieser feinen Dornen des zweiten Stadiums mit der starken Bewaffnung des letzten Larvengliedes im ersten Stadium lehrt, daß das Endglied der Larve des zweiten Stadiums nicht mehr zur Bohrtätigkeit bestimmt ist. Zwischen den beiden Stigmen und der Afteröffnung kann man hin und wieder eine unregelmäßige Querreihe spärlicher Dornen sehen.

Im ersten Gliede der Bauchseite liegt sehr ventralwärts der trichterförmige Mundeingang, dessen innere und untere Fläche mit dichtstehenden, sehr feinen Dornen versehen sind; zuweilen findet man im ersten Segment noch zwei andre Dornengruppen oder Andeutungen derselben, von welchen man die am hinteren Rande dieses Gliedes gelegene als Rest einer hinteren Dornenbinde betrachten kann. — Vom zweiten bis einschließlich neunten Ring unterscheidet man regelmäßig an jedem Gliede eine unpaare, bandartige, mediane Dornengruppe, am vorderen Segmentrand als vordere Querbinde, und eine unpaare, mediane, sehr breite Dornengruppe am Hinterrande als hintere Querbinde. Die Dornen der vorderen Binden sind mittelstark. Während sie in den drei ersten Gliedern fast senkrecht stehen, so daß man, von oben betrachtet, nur die Spitzen als Punkte sehen kann, sind sie in den andern Gliedern nach hinten und außen gerichtet und deshalb fast in ihrer ganzen

Länge wahrnehmbar. Die Dornen der hinteren Querbinden sind stärker, in größerer Anzahl angehäuft, und haben ihre Richtung nach vorn und außen. Wegen der Stärke, der größeren Zahl und der schrägen Richtung der Dornen sind die hinteren Querbinden auffälliger und außerdem breiter und länger. An den lateralen Enden der Querbinden sieht man vom zweiten bis fünften oft auch sechsten Segment paarige kleinere Gruppen von Dornen, von welchen diejenigen des Vorderrandes nach hinten und außen, diejenigen am Hinterrande aber nach vorn und außen gescheitelt sind. Während vom dritten Segment an Ausbuchtungen teils am vorderen, teils am hinteren Rande der starken Querbinden zu beobachten sind, teilt sich in der Regel schon vom vierten Gliede an der vordere Quergürtel in zwei bis drei Dornengruppen, im vierten und achten Gliede oft in vier Dornenabteilungen. Im neunten Gliede vereinigen sich diese Gruppen zuweilen wieder zu einer Binde. Die hinteren Quergürtel teilen sich in der Regel nicht, sondern sind in allen Segmenten scharf abgegrenzt. Im zehnten Gliede fehlt die vordere Querbinde, die hintere Querbinde ist nur durch feine Bedornung angedeutet, oft auch vollständig verschwunden. Das elfte Glied ist vorn dornenfrei, in seinem Hinterteile aber gleichmäßig und fein bedornt. Daß jede Larve größere oder geringere Abweichungen zeigt, ist bereits angedeutet worden.

Der Mundapparat des zweiten Stadiums bildet eine V-förmige Grube, deren chitinöse Einfassung sich in den Schaufeln des Schlundgerüstes fortsetzt. Über der Mundöffnung lassen sich hin und wieder schon Andeutungen der Fühler als chitinöse Ringe erkennen. Die Vorderstigmen fehlen. Die hinteren Stigmenplatten haben eine bohnenförmige Gestalt und sind siebartig durchlöchert. — Die Dauer dieses Stadiums beträgt 1 Monat.

Während dieser Zeit liegt der Schmarotzer in der Dasselbeule, die sich an der Hautoberfläche immer mehr hervorwölbt und deren Wände dicker und derber geworden sind. Der Ausführungskanal wird von der Larve des zweiten Stadiums erweitert und die Wandung desselben mittels der feinen Bedornung des hintersten Segmentes geglättet.

Das dritte Stadium, welches mit der zweiten Häutung der Larve in der Dasselbeule seinen Anfang nimmt, ist von Brauer so exakt beschrieben worden, daß eine eingehendere neue Beschreibung nicht erforderlich ist. Es dürfte zur Vollständigkeit dieser Arbeit eine übersichtliche Wiedergabe der wesentlichsten Punkte dieser Brauerschen Darstellung genügen. — Die Gestalt der Larve ist birnförmig, oft auch eiförmig. Die Färbung derselben zeigt sich bei Beginn des

dritten Stadiums gelbweiß, beim Herannahen der Reife stellenweise braun und zur Zeit der Reife vollständig schwarzbraun. Am vorderen Ende bemerkt man dorsal eine Naht, welche hufeisenförmig die vier ersten Glieder umzieht und die Stelle bezeichnet, an welcher die Nymphe die Puppenhülle sprengt. BRAUER hat diese Naht deshalb auch Deckelnaht genannt. Zwischen dem ersten und zweiten Gliede befindet sich ebenfalls auf der Rückenseite beiderseits ein kleiner dunkler Punkt, welcher von BRAUER als vorderes Stigma bezeichnet wird. Über der trichterförmigen Mundgrube liegen in der Medianlinie die rudimentären Fühler in Form von Chitinringen mit hellem Centrum. Das Schlundgerüst ist V-förmig und unter dem Schlunde verbunden. — Die Seitenwülste treten stark hervor. — Dorsal zeigen sich vom zweiten bis neunten Ringe zwei glänzende Wärzchen. Am Vorderrand des zweiten bis fünften Gliedes stehen kleine Dornen, die nach den hinteren Gliedern zu immer spärlicher werden. Am Hinterrand des zweiten bis ungefähr achten Segmentes findet man Reihen kleiner Dornen. Die Zahl derselben nimmt nach hinten derartig ab, daß sie zuletzt in eine Gruppe zusammenschmelzen. Der Vorderrand des zweiten bis fünften oberen und mittleren Seitenwulstes trägt kleine Dornengruppen. — Ventral liegen wie bei der Larve zweiten Stadiums am Vorder- und Hinterrand des zweiten bis neunten Ringes mehrere Dornenreihen. Die unteren Seitenwülste des zweiten bis achten Ringes zeigen gleichfalls Dornengruppen. — An den hinteren Ringen sieht man ventral zwischen den Dornenreihen einen Querwulst, der beiderseits in ein warzenartiges Gebilde endigt. Die zwei hintersten Ringe sind nackt. Das letzte Segment ist halbkugelig, an seinem Ende sitzen die halbmondförmigen Hinterstigmenplatten. Diese Platten sind porös, der wulstige Rand derselben ist gefurcht.

Die Larve hat die Eigenschaft, die verschiedensten Formen anzunehmen, und nur hierdurch ist es ihr möglich, sowohl zur Zeit der Reife aus der engen Öffnung der Dasselbeulen zu schlüpfen, als auch zur Verpuppung zwischen Spalten zu tieferen Schichten durchzufallen. — Die Reifezeit der *Hypoderma bovis*-Larve fällt in die Monate Mai und Juni. — Die Dauer des dritten Stadiums erstreckt sich auf etwa $2^1/_2$ Monate. Die Länge des Parasiten beträgt zu dieser Zeit ungefähr 24 mm, die Breite durchschnittlich 13 mm.

Die nun folgende Verpuppung der Larve ist vielerseits beschrieben worden, so daß ich mich auch hier auf die Wiedergabe des Hauptsächlichsten der bereits vorhandenen Darstellungen beschränken darf. —

Nachdem die reife Larve mittels energischer Contractionen die Dasselbeule verlassen hat, fällt sie zu Boden und verwandelt sich in den oberflächlichen Schichten desselben, falls die erforderlichen Bedingungen vorhanden sind, innerhalb der nächsten 12—36 Stunden zur Puppe oder Tonne; dabei zieht sich die Larvenhaut zusammen, härtet sich und wird zur Puppenhülle. Die Puppe ist meist kahnartig; das vordere Ende schmal und das hintere breit. Die Gestalt ist jedoch je nach dem Hervortreten der Seitenwülste sehr veränderlich. Die hinteren Stigmenplatten und die Bedornung sind wie bei der Larve des dritten Stadiums. Die Farbe der Puppe ist schwarzbraun, und die Länge derselben beträgt etwa 20 mm. Nach Verlauf von etwa 30 Tagen kommt das vollentwickelte Insekt — die Fliege — Imago — dadurch zum Vorschein, daß sie beim Auskriechen die Puppenhülle an der durch die Deckelnaht bezeichneten Stelle sprengt.

5. Das Entstehen der Dasselbeulen.

Sobald die Larve aus dem ersten Stadium ihrer Entwicklung tritt, streift sie die während der Jugendzeit schwach bedornte Hülle ab und rüstet sich für das nun kommende zweite Stadium mit der bereits beschriebenen gruppenweise dicht bedornten Cuticula aus. Der Reiz der Secrete, welcher vorwiegend zur Zeit der Wanderschaft ihre Bahnen kennzeichnete, schwindet mehr und mehr, und an seine Stelle tritt um so stärker die mechanisch-traumatische Einwirkung auf das den Schmarotzer umgebende Gewebe. Die darauffolgende Reaktion desselben wird einesteils dadurch hervorgerufen, daß der Parasit nicht mehr wandert, sondern als Fremdkörper ruht und die Stelle, an der er liegt, ständig irritiert, andernteils aber auch in der Weise veranlaßt, daß gelegentlich der auf diese Stelle beschränkten schraubenartigen Drehung der Larve die starke Bedornung derselben einen heftigen Reiz ausübt. Wie jede fortgesetzte Irritation auf das lebende Gewebe, so ruft auch diese stete parasitäre Einwirkung vorerst die allgemeinen Erscheinungen der Entzündung hervor, welche dann nach und nach zur Neubildung von Bindegewebe führt. — Dieses Entzündungsprodukt umschließt die Larve immer mehr, so daß sie schon nach kurzer Zeit ringsum in eine dünnwandige Kapsel — in die sog. Dasselbeule — eingebettet ist. Mit dieser Einkapselung ändert sich auch die seitherige Lebensweise des Schmarotzers, die Nahrung kann nur noch dem Kapselinhalte entnommen werden, und mit der fortschreitenden Entwicklung des Atmungsapparates wird die direkte Verbindung mit der äußeren Luft zur Notwendigkeit. Hat die Larve nicht schon rechtzeitig am Ende des

ersten Stadiums — wie es fast regelmäßig geschieht — diesem Bedürfnis nach Luft durch totale Durchlöcherung der Haut Rechnung getragen, dann fällt ihr die Vollendung dieser Arbeit nunmehr als dringendste Aufgabe zu. Erleichtert wird dieselbe mit Hilfe des durch die Anhäufung von Stoffwechselprodukten und die mechanische Einwirkung des Parasiten entstehenden Ulcerationsprozesses, welcher die Hautschichten erweicht und gleichzeitig in den hierbei entstehenden Entzündungs- und Zerfallsprodukten der Larve die für dieses Stadium erforderliche Nahrung liefert. Bei Parasiten mit durchsichtiger Cuticula, wie sie häufig direkt nach der ersten Häutung anzutreffen sind, kann man aus dem blutserumähnlichen Darminhalt auf diese Nahrungsaufnahme schließen; in einer späteren Zeit dieses Stadiums läßt sich außerdem beobachten, wie sich mit der Umwandlung des Inhaltes der Dasselbeule in einen eitrigen gelblichen Brei auch die Inhaltsmasse des Darmes dementsprechend verändert.

Ist die totale Durchlöcherung der Haut vollendet, dann erwächst der Larve des zweiten Stadiums die Aufgabe, die innere Wandung des Ausführungsganges zu glätten, eine Arbeit, die in der Weise geschieht, daß der Schmarotzer das durch die feine und zahlreiche Bedornung hierzu sehr geeignete Hinterende nach Bedürfnis ein- und ausschiebt. Mit der Umfangszunahme der Larve vergrößert sich auch der Sack, dessen Wandungen infolge der durch den fortgesetzten Reiz hervorgerufenen Neubildung von Bindegewebsmassen immer dicker werden und mit dem Corium verwachsen. Gleichzeitig wölbt sich infolge des Druckes, den der Schmarotzer durch sein Wachstum ausübt, an dieser Stelle die Hautoberfläche oft bis zur Größe eines Hühnereies. Die Stellen werden nicht allein durch diese Protuberanzen am lebenden Tiere kenntlich, sondern auch infolge des struppigen Aussehens des Haarkleides über der Dasselbeule. Außerdem bemerkt man, daß die Haare in der nächsten Umgebung der Beule durch eine schmierige Masse oder mit trockenen Schorfen verklebt sind. Diese Secrete gelangen gelegentlich der Larvendrehung in der Dasselbeule und beim Herausschieben des Endgliedes in geringen Mengen aus dem Ausführungsgang auf die Körperoberfläche des Wohntieres.

Die Lichtweite der Ausmündungsstelle entspricht dem Querdurchschnitt des hinteren Larvenendes; die Öffnung liegt niemals auf der höchsten Stelle der Wölbung der Beule, sondern stets seitlich. Die Ränder des Loches sind gespannt, glatt und nicht eingezogen. Sobald der Ausführungsgang durch Eintrocknung der Secrete verstopft ist, beseitigt die Larve den Pfropf mittels der Bewegungen ihres Endgliedes.

Das Bedürfnis nach Luft veranlaßt sie hierzu, insbesondere zur Zeit des dritten Stadiums, in welchem der Atmungsapparat — Vorderstigmen, Hinterstigmen und Tracheensystem — vollständig entwickelt ist. In diesem Stadium der Larve hat die Dasselbeule die Form einer Bocksbeutelflasche, als deren Hals der Ausführungsgang zu betrachten ist, und deren Grund im subcutanen Gewebe fast parallel zur Hautoberfläche liegt. Bei einem Längsschnitt durch die Mitte der Beule sieht man auf dem Grunde die Larve mit dem Kopfende nach innen und mit dem Afterende nach dem Ausführungsgang zu gelagert. Infolge der durch die derben Wände der Kapsel eingeengten Lage beschränkt sich, abgesehen von der Drehbewegung der Gesamtlarve, die Bewegungsfähigkeit des Parasiten hauptsächlich auf die hinteren Glieder, die nach der Ausmündungsstelle hin gestreckt und dann wieder zurückgezogen werden können.

Sobald der Schmarotzer am Ende seines dritten Stadiums die Beule verläßt, fällt sie allmählich zusammen und ist nach vollständiger Entleerung der Secrete am lebenden Tiere nicht mehr sichtbar. Nach der Abhäutung sieht man subcutan an den Stellen, welche mit Dasselbeulen behaftet waren, sternförmige Narben.

Stricker brachte im Jahre 1858 durch seine mikroskopischen Untersuchungen über den histologischen Bau der Dasselbeulenwandung, speziell des Ausführungsganges, den Nachweis, daß sowohl dieser letztere als auch die Cavität der Beule mit Pflasterepithel überkleidet ist. Das Epithel soll unmittelbar in die Epidermis übergehen und das Rete Malpighii sich als zweite, stärkere Schicht in den Ausführungsgang hinein fortsetzen. Die letzterwähnte Lage bestehe aus spindelförmigen, mit länglichen Kernen versehenen Zellen, die meistens kreisförmig um den Ausführungsgang gelagert seien. In der Beule selbst hat Stricker die eben genannten histologischen Gebilde nicht gefunden, sondern hier als Hauptmasse der Wandung dichtes, durch Blutaustritt unkenntlich gemachtes Bindegewebe gefunden. — Stricker schließt aus seinem Befunde, insbesondere aus der epithelialen Überkleidung der Wand des Ausführungsganges, die auf der Körperoberfläche des Wohntieres ausgeschlüpfte Larvenbrut benutze zum Eindringen in die Haut physiologische Hautgebilde — Haartaschen —, welche sich bei Hypertrophie ihrer Wände, der Entwicklung der Larve entsprechend, allmählich vergrößern und zur Dasselbeule werden sollen.

Daß die Larven nicht auf der Körperoberfläche ausschlüpfen und nicht in die Haut eindringen, ist bereits hinreichend besprochen worden,

es dürfte sich nur noch um die Frage handeln, ist die Dasselbeule ein verbildetes physiologisches Hautgebilde — eine Haartasche oder eine Talgdrüse — oder ist sie eine pathologische Neubildung?

BRAUER selbst ist kein Anhänger der STRICKERschen Modifikation, er erklärt sich dessen Untersuchungsbefund in folgender Weise: »Daß, wie aus STRICKERS Untersuchung ersichtlich, die Schichten des Ausführungsganges der Kapsel analog jenen der Haartaschen erscheinen, könnte vielleicht darin seine Erklärung finden, daß die Larve, von innen die Hautschichten durchbrechend, weniger einen Substanzverlust bewirkt, als vielmehr die durch Reiz entzündeten, gelockerten Gewebsteile auseinanderdrängt, und dadurch würde durch Zusammenfluß der den Rand der so entstandenen Öffnung umgebenden Haartaschen, die bei dergleichen Tieren sehr gedrängt stehen, eine Ähnlichkeit oder Gleichheit des histologischen Baues des Ausführungsganges mit demjenigen einer einzelnen Haartasche nicht unmöglich sein.«

Im Jahre 1860 ist die Wand der Dasselbeulen von Prof. WEDL mikroskopisch untersucht worden. Seine Untersuchung ergab, daß die Wandung aus mehreren Schichten besteht. Die innerste stellt nach WEDL einen schmutziggelben Belag dar, welcher runde, ovale, mit Fettmolekülen besetzte Kerne enthält, die in Lagen von Bindegewebsbündeln eingebettet sind; ferner hat er in dieser Schicht noch in zwei bis drei Spitzen ausgezogene, miteinander zusammenhängende Kerne (Kernfasern) wahrgenommen. Nach dieser inneren, in fettiger Metamorphose begriffenen, embryonalen Bindegewebsschicht sollen Lagen von faserigen Bindegewebsbündeln folgen, welche nach außen schwielig werden und durch lockeres Bindegewebe mit der Rinderhaut zusammenhängen. Die mittlere von diesen Schichten ist nach seinen Untersuchungen sehr blutreich und trägt Überbleibsel von Blutextravasaten. Den Ausführungsgang der Dasselbeule hat WEDL nicht näher untersucht.

Er zieht den Schluß, die Dasselbeule sei eine krankhafte, durch die Larve verursachte Bindegewebsneubildung.

Die Untersuchungsergebnisse STRICKERS und WEDLS stehen sich nicht gegenüber, sondern stimmen in bezug auf die Zusammensetzung der Wand durch neugebildetes Bindegewebe überein, nur in den Schlußfolgerungen gehen beide Forscher auseinander, indem WEDL — trotzdem er den Ausführungsgang in bezug auf seine Auskleidung nicht näher untersucht und infolgedessen den inneren epithelialen Überzug auch nicht gekannt hat —, die Dasselbeule als ein neuentstandenes, krankhaftes Gebilde und STRICKER dieselbe als eine erweiterte Haartasche betrachtet.

Obgleich Brauer zur Klärung dieser Frage schon vor etwa 40 Jahren eingehendere Untersuchungen des Ausführungsganges der Dasselbeule für erforderlich hielt, sind bislang weitere Veröffentlichungen über diesen Gegenstand nicht erschienen.

Meine diesbezüglichen mikroskopischen Untersuchungen an zahlreichen Serienschnitten, von welchen ich im Anhang (Taf. XXXII, Fig. 10, 11 u. 12) drei durch mikrophotographische Aufnahmen wiedergegeben habe, wurden in nachstehender Weise ausgeführt und haben zu einem der Wedlschen Auffassung sich nähernden Resultate geführt.

Die Dasselbeulen waren zum Zweck der mikroskopischen Untersuchung aus Häuten frisch geschlachteter Weidetiere geschnitten und samt ihrem Inhalt etwa 14 Tage lang in Müllerscher Flüssigkeit gehärtet. Die 15 μ dicken Serienschnitte wurden zum Hervortreten der Epithelien teilweise mit Hämatoxylin-Eosin, zum Teil auch zur Erkennung des Bindegewebes nach van Gieson gefärbt. Die Untersuchung hatte folgendes Resultat: Die innerste Schicht des Ausführungsganges besteht aus mehrfach geschichteten Plattenepithelien, welche sich ununterbrochen samt dem Rete Malpighii von der Epidermis aus in das Innere der Beule fortsetzen (s. Taf. XXXII, Fig. 10 u. 12) und sich beim Schneiden mit dem Mikrotommesser lamellenartig abheben (Taf. XXXII, Fig. 10). Die zweite Schicht des Ausführungsganges wird aus kleinzelligem, stark entzündetem Bindegewebe gebildet, welches außerordentlich blutgefäßreich ist, und in welchem sich Spuren von blutigen Sugillationen nachweisen lassen. Die dritte und äußerste Schicht des Ganges stellt fertiges Bindegewebe dar.

Die von der Epidermis ausgehenden Epithelien überziehen nicht die gesamte Höhlenwandung, sondern setzen sich ungefähr bis zu der Stelle des Ausführungsganges fort, an welcher die Larve ruht. Hier — etwa in der halben Wandhöhe des Sackes — machen sie ganz allmählich Granulationsgewebe Platz, welches somit in der unteren Hälfte — dem Grunde der Beule — die innerste Schicht bildet. Auf diesem Gewebe befinden sich als Beuleninhalt Zerfallsprodukte, welche aus Fettzellen, Resten der Larvenhaut, Larvenexcrementen, abgestoßenen Epithelien und Eitermassen mit Kokken bestehen. Die letzteren sind jedenfalls nach Durchbohrung der Haut durch die Larve von der Körperoberfläche aus in die Beule eingedrungen. An das Granulationsgewebe schließt sich nach außen als mittlere Schicht embryonales, zellreiches Bindegewebe, welches von fertigem Bindegewebe, der äußersten Schicht, umgrenzt wird. — Diejenigen jüngsten Dasselbeulen,

welche im Anfangsruhestadium der Larve noch keine vollständige Durchlöcherung der Haut zeigten, waren an keiner Stelle mit Epithelien ausgekleidet, sondern deren innerste Wandschicht bestand durchweg aus Granulationsgewebe, welches peripherisch von einer neugebildeten Bindegewebsschicht umgeben war.

STRICKERS Annahme, die Dasselbeule müsse infolge der epithelialen Auskleidung des Ausführungsganges als ein »physiologisches Vorgebilde« angesehen werden, kann nach dem neuesten Stande der Forschungen über Epithelwucherungen nicht mehr aufrecht erhalten werden; denn eingehende Beobachtungen und Versuche haben gezeigt, daß schon nach wenigen Stunden bei frischen Hautdefekten außer zahlreichen Leucocyten auch Abkömmlinge der obersten Stachellagen des Epithels in den Schorf dringen, sich zwischen Schorf und Cutis schieben und so eine provisorische epitheliale Bedeckung der Wunde hervorbringen. Nach WERNER teilen sich die genannten Zellen zu diesem Zweck amitotisch und bilden Syncytien mit langgestreckten stäbchenförmigen Kernen, das Verschieben über die Wunde und in den Schorf hinein scheint dagegen vorwiegend durch aktive Bewegung von statten zu gehen. Die tieferen Schichten vermehren sich weniger intensiv als die obersten Stachelzellenlagen und bewegen sich nur teilweise aktiv; je mehr man in die Tiefe kommt, um so größere Bedeutung gewinnt der Wachstumsdruck, der ein Fortgleiten der Zellen bewirkt. Die Basalzellen beteiligen sich anfangs gar nicht an der Bedeckung des Defektes. Sie teilen sich ausschließlich mitotisch und geben zunächst nur Zellen an die höheren Zellschichten ab, erst nachdem der provisorische Verschluß durch die höheren Zellagen bewirkt worden ist, entstehen auch in der tiefsten Schicht parallel zur Unterlage gerichtete Mitosen, die ein passives Gleiten auch dieser Zellen nach dem Defekt zu bewirken. Diese Regenerationserscheinungen des Epithels sind bedingt durch chemotaktische Reize, die WERNER mit ROUX als Spannungsänderung der Zelloberfläche definiert wissen will, und durch stereotropische Einflüsse.

Zwischen Bindegewebe und Epithel besteht ein ausgesprochener Antagonismus, das Epithel vermag durch expansives Wachstum das Bindegewebe auseinanderzudrängen und in aufgelockerte oder von Fibrin durchsetzte Bindegewebsbezirke progressiv einzuwachsen. WERNER kommt zu dem auch auf den Ausmündungsgang der Dasselbeule anzuwendenden Ergebnis, »daß das Epithel, ohne zuvor wesentliche Änderungen durchzumachen, in die Tiefe wuchern kann und in fremdes Gewebe einzudringen vermag«.

Meine mikroskopischen Untersuchungen und die Experimental-

versuche über Epithelwucherungen veranlassen mich zu dem Schluß, daß die Dasselbeule eine durch den ständigen Reiz der Larve in der Subcutis verursachte krankhafte Neubildung von Bindegewebe ist, deren epitheliale Auskleidung des Ausführungsganges und der angrenzenden Teile als eine Fortsetzung der Epidermis betrachtet werden muß.

C. Schlußfolgerungen.

Das Ergebnis der vorstehenden Arbeit fasse ich in nachfolgenden Schlußsätzen zusammen:

1) Das Ei der *Hypoderma bovis*-Fliege entwickelt sich nicht auf der Körperoberfläche des Wohntieres zur Larve, sondern gelangt durch Ablecken in den Verdauungskanal desselben.

2) Der Magenendteil der Speiseröhre und der Anfangsteil der ersten Magenabteilung sind die Stellen im Körper des Wohntieres, an welchen sich die jüngsten Larven regelmäßig und zuerst nach der Schwärmzeit der Bremsenfliege in größter Zahl zeigen.

3) Der größte Teil der Larven dringt vom Anfangsteil des Magens in das submucöse Gewebe des Schlundes, wandert hier einige Monate — von Juli bis November zahlreich, bis Februar nur vereinzelt — und kehrt dann zum Ausgangspunkt zurück, um nach Durchbohrung der Muskelschicht des Schlundmagenteils subserös in der Brust- und Bauchhöhle dem Wirbelkanal zuzustreben.

4) Der Weg, welcher von den meisten Larven zur Wanderung nach dem Wirbelkanal hin eingeschlagen wird, geht von der Außenwand des Schlundes und der ersten Magenabteilung aus subserös dem Mediastinum, den Zwerchfellpfeilern, der Nierenkapsel und dem intermuskulären Bindegewebe der Lendenmuskeln entlang, dann in dem Verlaufe der Gefäße und Nervenstränge durch die Wirbellöcher.

5) Die Aufenthaltszeit im Wirbelkanal, — welchen die Larven meist von der Lendengegend aus im epiduralen Gewebe durchwandern — liegt in der Regel zwischen Dezember und März. Vor und nach dieser Zeit werden sie daselbst in geringerer Zahl angetroffen.

6) Nach einem etwa 3 Monate langen Aufenthalt im Wir-

belkanal wandert die Larve durch die Wirbellöcher und durch das intermuskuläre Bindegewebe der Rückenmuskeln zur Subcutis, welche als die letzte Hauptsammelstelle der Larven während der Monate Januar bis Juni zu betrachten ist. Vereinzelte Larven stellen sich schon früher oder auch später an dieser Stelle ein.

7) Die kleinere Zahl der Larven schlägt zu ihrer Wanderung durch den Körper des Wohntieres den vorerwähnten Weg nicht ein, sondern wählt hierzu mit Umgehung des Schlundes oder des Wirbelkanals, hin und wieder auch ohne beide zu berühren, beliebige Körperstellen.

8) Während sich die meisten Larven innerhalb der Normalzeit im Körper des Wohntieres voll entwickeln, kommen einzelne Larven nicht allein infolge des späten Schwärmens der Fliege, sondern auch infolge der ausgedehnteren Wanderungen im Tierkörper erst spät zur Entwicklung, andre gehen mangels geeigneter Lebensbedingungen während der Wanderzeit zugrunde, und nur ein kleiner Teil wird ausnahmsweise erst nach einem $1^3/_4$jährigen Aufenthalt im Wohntiere zur Reife gelangen.

9) Die im submucösen Gewebe des Schlundes, im epiduralen Fett des Wirbelkanals usw. der Weidetiere zu bestimmten Jahreszeiten zu findenden *Hypoderma bovis*-Larven befinden sich im ersten Stadium.

10) Das erste Stadium der Larve von *Hypoderma bovis* ist kein Ruhestadium, sondern ein ausgesprochenes Wanderstadium.

11) Auf ihrer Wanderung reizt die Larve im jugendlichen Alter das sie umgebende Gewebe des Wohntieres schwach; bei fortgeschrittener Entwicklung heftiger. Dieser Reiz ist vorwiegend auf die spezifische Wirkung der Larvensecrete zurückzuführen. Verstärkt wird derselbe durch die Bedornung der Larve.

12) Die Larve des ersten Stadiums ist nicht nackt, sondern jedes Glied der Larve hat etwa acht Dornenreihen.

13) Die Durchbohrung der Haut der Wohntiere von der Subcutis aus zur Oberfläche geschieht durch die Larve des ersten Stadiums am Ende ihrer Wanderperiode; hiermit gleichzeitig erfolgt die Einkapselung der Larve in der Subcutis und der Beginn des zweiten Stadiums.

14) Die Dasselbeulen stehen mit den physiologischen Gebilden der Haut in keiner Beziehung, sondern sind krankhafte Neudildungen von Bindegewebe. Die epitheliale Auskleidung der Wandung des Ausführungsganges ist durch Einwucherung der Epidermiszellen entstanden.

Nachtrag.

Im Anschluß an vorstehende Arbeit gebe ich zur weiteren Aufklärung des Entwicklungsganges der Larve einer andern *Hypoderma*-Art — der *Hypoderma Diana* — noch nachstehenden Befund bekannt.

Beim Abstreifen eines Ende Dezember geschossenen Rehes aus einem von der *Hypoderma Diana* heimgesuchten Revier fand ich im Unterhautgewebe desselben Larven, welche sich bei näherer Untersuchung als die von Brauer beschriebene jugendlichste Form von *Hypoderma Diana* charakterisierten. Sie waren noch im Wanderstadium begriffen, denn es fand sich in der Umgebung derselben weder eine bindegewebige Kapsel noch eine Öffnung nach der Oberfläche der Haut. Das die freiliegenden Larven umgebende Unterhautgewebe war im Gegensatz zu den auffälligen Gewebsveränderungen, welche durch das erste Stadium von *Hypoderma bovis* in der Subcutis veranlaßt werden, nur geringgradig entzündet und ödematös durchtränkt. Da der Gedanke nahe lag, daß die Larve von *Hypoderma Diana* im jugendlichsten Stadium einen ganz ähnlichen, vielleicht auch den gleichen Weg durch den Körper ihres Wohntieres — des Rehes — nehmen könne, wie die Larve von *Hypoderma bovis* in den inneren Geweben des Rindes, untersuchte ich die unter der Subcutis gelegenen Gewebsschichten und fand dabei sowohl unter den Hautmuskeln als auch in dem ödematös veränderten intermuskulären Bindegewebe der Rückenmuskulatur zwei weitere Larven, die dem gleichen Stadium angehörten. Im Gegensatz zu Brauer möchte ich annehmen, daß die Larven von *Hypoderma Diana* gleichfalls im Inneren der Wohntiere ihren Entwicklungsgang durchmachen und nicht von außen die Haut durchbohren, um sich bis zur Subcutis und den tiefer gelegenen Muskeln durchzuarbeiten.

Göttingen, im Januar 1907.



Literaturverzeichnis.

(Außer den großen systematischen Werken.)

1. Abvay, Österreichische Monatsschrift für Tierheilkunde. 1878. S. 66.
2. Bailliet, Bremsenlarven im Gehirn u. Rückenmark der Tiere. Referat im »Tierarzt« 1901. XXXX. Jahrg. S. 123 aus Bull. de la Soc. c. de méd. vétér. séance du 11. avril.
3. Barfod, H., Die Entdeckung der Dasselfliege nach dem Stande neuester Forschung. Nerthus, Jahrg. IV. 1903. S. 562—566.
4. — Noch etwas über die Dasselfliege und ihre Bekämpfung. Nerthus, Jahrg. VII. Heft 4, S. 64—70.
5. Bass, Thierärztliche Rundschau. 1887. S. 78.
6. Berg, Maanedskrift for Dyrlaeger. 7. Bd.
7. Beretha, G. P., Nota sopra una larva di Estro bovino nell' uomo. Atti acad. Gisenia sc. nat. Catania. 3 sér. T. 14, 1879.
8. Blanchard, Bull. soc. centr. 1896. pag. 527.
9. Boas, Almanach 1902. Tidskrift for Veterinaerer. 19. Bd.
10. Brauer, Fr., Monographie der Östriden Wien 1863.
11. — Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. III. Teil. Systemat. Stud. auf Grundlage der Dipteren-Larven. Denkschrift d. Akad. d. Wissenschaften, Wien, 47. Bd. (enthält eine Tabelle der Östriden-Larven im letzten Stadium).
12. — Sitzungsbericht der k. k. Akad. Wien, mathemat. naturwissenschaftl. Klasse Bd. 85. Abt. I, 1882 (enthält auf Taf. I Fig. 3, 4 und 5 Abbildungen d. Hypoderma-Puppe, zu dem Thema: Über das Segment médiaire Latreilles).
13. — Nachträge in den Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft. Bd. XIV. 1864. Entomologische Beiträge: A I. Über Östridenlarven aus einer Feldmaus (Arvicola arvalis). S. 891. II. Dermatobia-Larve aus Felis concolor. S. 894. Bd. XVI. 1866. Oestromyia leporina von Pallas.
14. Bunge, Über das Sauerstoffbedürfnis des Darmparasiten. Zeitschrift f. physiolog. Chemie. Bd. XIII. S. 48—59.
15. — Über das Sauerstoffbedürfnis des Schlammbewohners. Zeitschrift f. physiolog. Chemie. Bd. XII. S. 565—567.
16. — Weitere Untersuchungen usw. Zeitschrift f. physiolog. Chemie. Bd. XIV. S. 318—324.
17. — Lehrbuch der physiolog. und patholog. Chemie.
18. Caparini, La Clinica veterinaria 1897. S. 142.
19. Cooper, The Oxwarble of the United States. Journal of Comparative Medicine and Veterinary. Archives, 1891, Vol. XII. Nr. 6 pag. 265.
20. Dammann, Gesundheitspflege der landwirtschaftlichen Haussäugetiere. 1902. III. Aufl. S. 741.
21. Deupser, Referat über Rusers Originalartikel im Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. I. Abt. Bd. XX. 1896. S. 548.

22. Friedberger und Fröhner, Lehrbuch der speziellen Pathologie und Therapie der Haussäugetiere. 1904. VI. Aufl. S. 565.
23. Goodall, The Veterinary Journal 1895.
24. Guillebeau, A., Über den Parasitismus einiger Östriden. Mitteilungen der Naturforscher-Gesellschaft Bern 1881, Heft 2.
25. Guszmann, J., Beiträge zur Lehre und Anatomie der traumatischen Epithelcysten. Zeitschrift für Heilkunde 1905, Heft 9.
26. Hell, Die Dasselbeule als Ursache von Satteldruck beim Pferde. Zeitschrift f. Veterinärkunde 1901. Jahrg. XIII. S. 176.
27. Hinrichsen, Über einen neuen Parasiten im Rückenmarkskanal des Rindes. Archiv f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde 1888. Bd. XIV. S. 459—460.
28. — Nachtrag zu dem Artikel: Über einen neuen Parasiten im Rückenmarkskanal des Rindes. Archiv für wissenschaftl. und praktische Tierheilkunde. 1888. Bd. XIV. S. 459—460.
29. — Weitere Bemerkungen über das Vorkommen von Oestruslarven im Rückenmarkskanal des Rindes und über die Beurteilung des hier vorhandenen Fettes in sanitätspolizeilicher Beziehung. Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene. 1895. Heft VI, S. 106.
30. Horne, H., Hypoderma bovis im ersten Stadium und ihre Wanderungen. Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene. 1895. Heft VII. S. 126—127.
31. — Norsk. Tidskrift f. Veterinaerer 1894.
32. Jensen, C. O., Om de patologiske Forandringer i Spiser ret som Folge of Bremselarver. Maanedskrift for Dyrlaeger 1904—5. Bd. XV. p. 169.
33. Jensen-Berg, Maanedskrift for Dyrlaeger 1895.
34. Joseph, G., Über Vorkommen und Entwicklung von Biesfliegen im subcutanen Bindegewebe des Menschen. Deutsche Medizinal Zeitung, Berlin 1887, Nr. 5.
35. — Myiasis externa dermatosa. Hamburg-Leipzig 1887, S. 30—33.
36. Koch, Th. O., Om Oksebremsen Hypoderma bovis. Specielt Larvens Udvikling og Vandring i Kvaegets Legeme. Maandskrift for Dyrlaeger 1903—4. Bd. XV. S. 129.
37. Koorevaar, P., De larvetvostand van Hypoderma bovis. Tijdskrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging 1896. Aufl. I. 2de Ber.
38. — Referat im Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten 1896. I. Abt. Bd. XX. S. 930.
39. — Hypoderma bovis und ihre jüngsten Larven. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. 1898. I. Abt. Bd. XXIII. S. 888.
40. Lucet, Reçueil de médicine vétérinaire 1898, S. 24.
41. Megnin, J. P., Note relative à deux chevaux, tués par des larves de Mouches. An. Soc. Entomol. France 5. sér. T. 10. (vgl. Bullet. des sciences. Nr. 10. 1880.)
42. Möller, A., Biesfliegen in Irland. Deutsche Tierärztl. Wochenschrift 1900. S. 256.
43. Muk, The Veterinarian 1896.
44. Neumann, Über wandernde Hypodermenlarven. Referat von T. Meyer. Zeitschrift f. Fleisch- und Milchhygiene 1896. Heft VII. S. 130—131. Aus: Revue vétérinaire, Mai 1895.

45. NIELS VILLEMOES, Die Ausrottung der Rinderbiesfliege unter Mitwirkung der Meiereigenossenschaften. Zeitschrift für Milch- und Fleischhygiene 1906. Jahrg. XVI. Heft 7. S. 228—230.
46. ORMEROD, E., Dasselfliegen und Fleisch. Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene 1891. Jahrg. I. S. 141.
47. — Monographie über Hypoderma bovis. Revue scientifique.
48. — The Warble Fly 1894. S. 3.
49. OSTERTAG, R., Handbuch der Fleischbeschau 1899. III. Auflage. S. 405.
50. PEIPER, E., Fliegenlarven als gelegentliche Parasiten des Menschen. Berl. klinische Wochenschrift 1900. S. 17—20.
51. PELS-LEUSDEN, Abnorme Epithelisierung und traumatische Epithelcysten. Deutsche med. Wochenschrift 1905. Heft 9.
52. PEROSINO, F., Rapporto intorno alla notra sopra una larva di oestro bovino nell' uomo del prof. BERETTA. Giorn. R. accad. di Medicina, Torino 1880.
53. PERRONCITO, E., I parasiti dell' uomo e degli animali utili 1882. S. 472—473, Bologna, Milano, Napoli.
54. RAILLIET, A., Bulletin de la société centrale de médicine vétérinaire 1894. S. 308.
55. — Traité de zoologie médicale et agricole. 1895. Ed. XII. Paris, S. 767—769.
56. — Bull. soc. centrale 1901, 1896.
57. — Dictionnaire pratique et médicine et de chirurgie vétérinaire. Bd. XIII.
58. RILEY, Insect Life. Vol. 4.
59. RITZEMA BOS, Die Lebensweise und Vertilgung der Rinderbiesfliege oder Hautdasselfliege (Hypoderma bovis). FÜHLINGS landwirtsch. Zeitg. 1890, 39. Jahrg. Heft 15/16.
60. RÖLL, Lehrbuch der Pathologie und Therapie der Haustiere. 1885. V. Aufl. Bd. 1. S. 151.
61. RUSER, Über das Vorkommen von Östruslarven im Rückenmarkskanal des Rindes. Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene 1895. Heft VII. S. 127—129.
62. — Zur Entwicklungsgeschichte der Östruslarven. Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene 1896. Heft VII. S. 127.
63. SAVARD, E., L'Oestre du boeuf. Bullet. Insectol. Agric. Vol. 7, 1882.
64. SCHINDELKA, Hautkrankheiten. Handbuch der Tierärztl. Chirurgie und Geburtshilfe 1903. Bd. VI. S. 242.
65. SCHNEIDEMÜHL, Neueres zur Entwicklungsgeschichte der Bremsenlarven des Rindes (Sammelreferat). Deutsche Tierärztl. Wochenschrift, Jahrg. 1897. S. 269.
66. — Nachtrag. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten 1897. I. Abt. Bd. XXII. S. 760.
67. SPRING, A., Hypoderma bovis bei einer Frau. Bullet. Acad. méd. Belgique IV. 1864. Nr. 3, p. 172—174.
68. STONAR, D., Loss of muscular power in the hind extremities of a Heifer due to the presence of the larvae of the Oestrus bovis in the muscles of the back and loins. The Veterinerian. Vol. 50 (4 sér., vol. 23) 1877, pag. 825—826.
69. TARNANI, Über die Biologie der Oestruslarve des Rindes. Referat im »Tierarzt« v. ANACKER 1905, Nr. 4, S. 77 u. Arch. vét. russe durch le Prog. vétér. Nr. 10.

70. Walker, R., On a case of parasitic disease produced by the larva of the Oestrus bovis. Brit. Med. Journal 1870. I. pag. 151.
71. Werner, R., Experimentelle Epithelstudien. Über Wachstum, Regeneration, Amitosen und Riesenzellenbildung des Epithels.
72. Zürn, T. A., Die Schmarotzer in und auf dem Körper unserer Haustiere. 1882. II. Aufl., S. 84—85.
73. Ungenannte Verfasser. Die Hornviehfliege. Deutsche landwirtschaftliche Presse 1877. Jahrg. IV.
74. — De runder Horzel. Kenntnis und Kunst (Winkler) 1867. S. 165—166.
75. — Warbles in cattle. Rural New Jorker Vol. 39, 1880 (Nr. 24) p. 379.
76. — Jahresbericht der zoologischen Sektion des Westfälischen Provinzial-Vereins für Wissenschaft und Kunst. 1896. S. 45.
77. — Der Mensch als Wirt für die Larve der Ochsenbremse. Referat in der Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene. 1904. Heft 1. S. 27 aus d. Deutsch. Medic. Zeitung 1904. Nr. 72.

Erläuterungen zu den Abbildungen.

Die Photogramme sind zum Teil im landwirtschaftlichen Institut der Universität Göttingen mit dem Winkelschen — zum Teil im Veterinär-Institut der Universität Leipzig mit dem Zeissschen mikrophotographischen Apparate aufgenommen worden.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Seitliche Totalansicht der Larve von Hypoderma bovis im ersten Stadium aus der Schlundwand eines Weidetieres. Frisches Quetschpräparat, Form der Larve stark in die Breite gedrückt. — *h* Hinterende mit Bedornung und der Ausmündung des paarigen Tracheenlängsstammes. Vergrößerung 1 : 10. Winkel.

Fig. 2. Mundapparat mit Schlundgerüst und Bedornung der Larve des ersten Stadiums. Präparat war der 24stündigen Einwirkung von verdünnter Kalilauge ausgesetzt. *f* flügelförmig verbreiterte Fortsätze des Schlundgerüstes. Vergrößerung 1 : 240. Zeiss Apochromat 4 mm.

Fig. 3. Seitenhaken *h, h* mit Widerhäkchen *w* und Stilett des Mundapparates nebst den flügelförmigen Fortsätzen *f* des Schlundgerüstes der Larve des ersten Stadiums. Glycerinpräparat. Vergrößerung 1 : 550 Winkel Apochromat 7 mm.

Fig. 4. Reihenweise Bedornung eines Segmentes der Larve im ersten Stadium. *v* vorn. Glycerinpräparat. Vergrößerung 1 : 240 Winkel Apochromat 4 mm.

Fig. 5. Totalansicht des hinteren Endes der Larve im ersten Stadium: Stigmen mit ihrer bedornten Umgebung; *a* Dornenreihe des zehnten Segmentes; zwei Haupttracheenstämme mit der hinteren Queranastomose *b*. Quetschpräparat mit Zusatz von Glycerin. Vergrößerung 1 : 240 Winkel Apochromat 4 mm.

Fig. 6. Starke Bedornung in der Umgebung der hinteren Stigmen; *a* Aus-

mündungsstelle eines Haupttracheenstammes der Larve des ersten Stadiums. Vergrößerung 1 : 240 WINKEL Apochromat 4 mm.

Fig. 7. Die zwei Haupttracheenstämme *t, t* mit ihren hinteren Ausmündungsstellen *l, l* der Larve des ersten Stadiums. Frisches Glycerinpräparat. Vergrößerung 1 : 300 WINKEL Apochromat 2,8 mm.

Fig. 8. Laterale und dorsale Muskulatur des dritten, vierten und fünften Segmentes der Larve des ersten Stadiums. Glycerinpräparat. Vergrößerung 1 : 30 ZEISS Planar 20 mm.

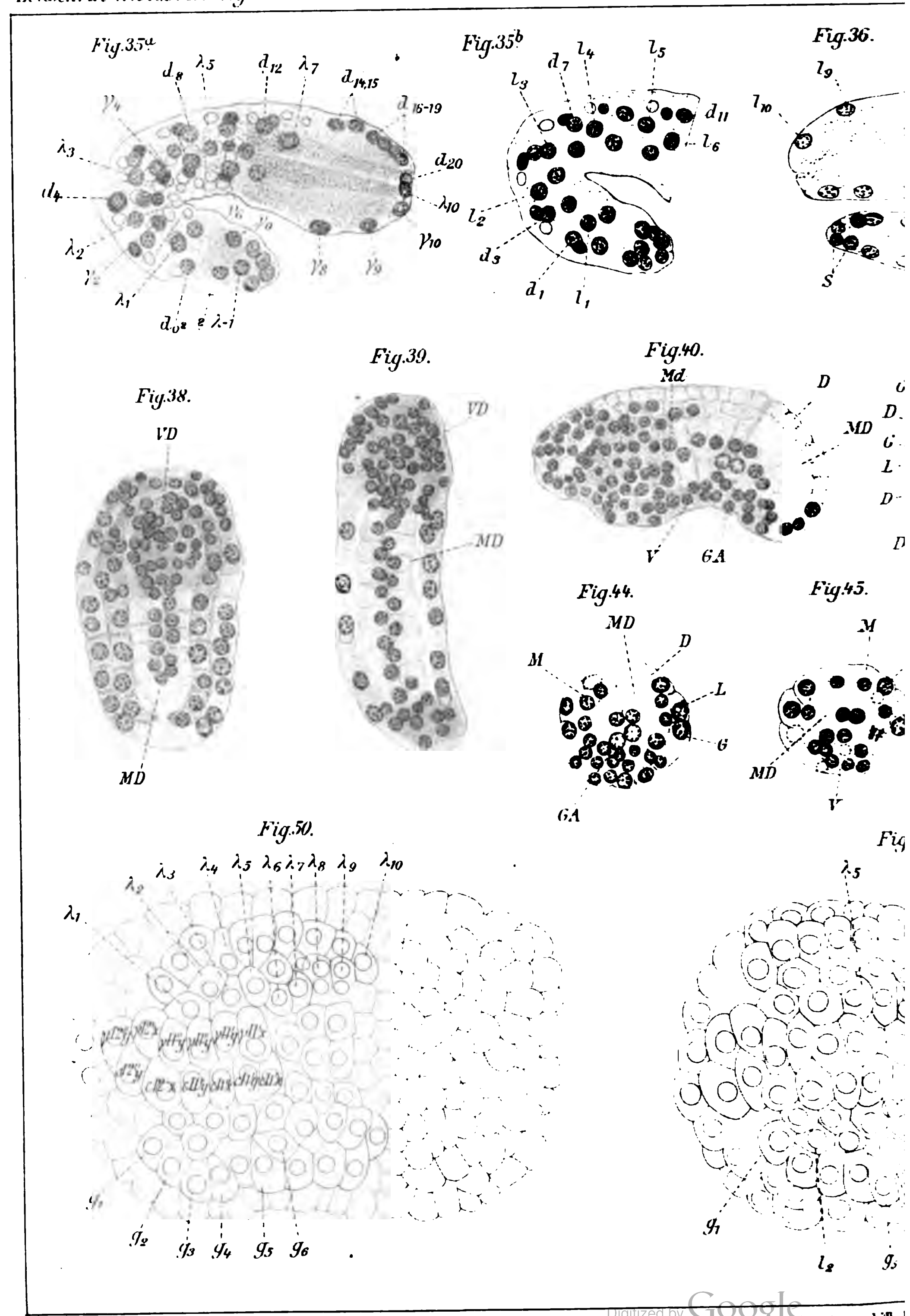
Fig. 9. Speicheldrüsen *s* und vorderstes Ende des Mitteldarmes der Larve des ersten Stadiums im Totalpräparat. Färbung mit Boraxkarmin. Vergrößerung 1 : 60 ZEISS Apochromat 16 mm.

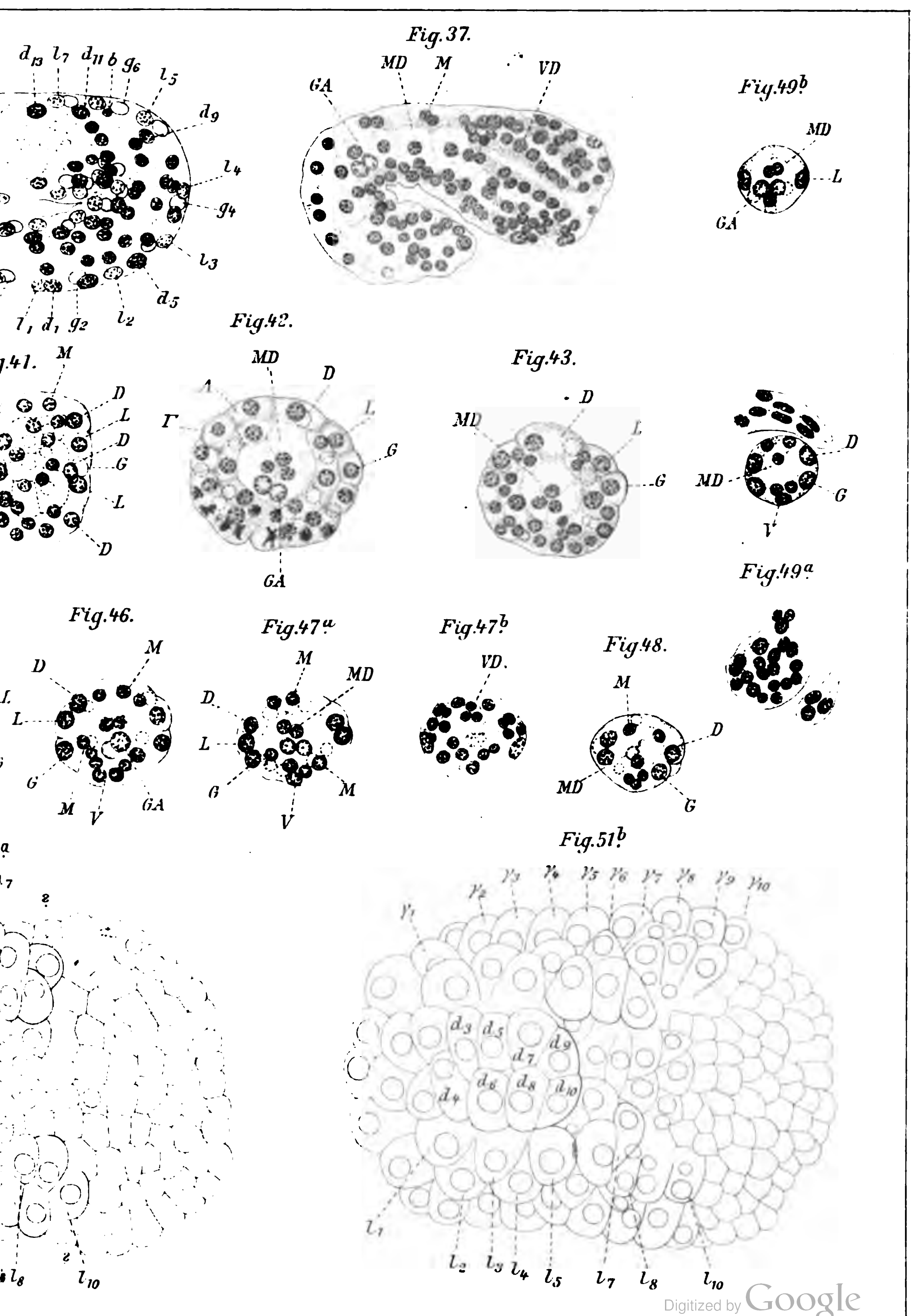
Fig. 10. Ausführungsgang *e* einer Dasselbeule im Längsschnitt. Fortsetzung *f* der Epidermis in die Dasselbeulenwandung. Haartasche mit Talgdrüse *h*. 14tägige Härtung des Präparates in MÜLLERscher Flüssigkeit, Färbung mit Hämatoxylin-Eosin. Vergrößerung 1 : 10 WINKEL.

Fig. 11. Ausführungsgang einer Dasselbeule im Längsschnitt. *e* Fortsetzung der cutanen epithelialen Schicht in die Wandung des Ausführungsganges. 14tägige Härtung des Präparates in MÜLLERscher Flüssigkeit; Färbung mit Hämatoxylin-Eosin. Vergrößerung 1 : 60 ZEISS Apochromat 16 mm.

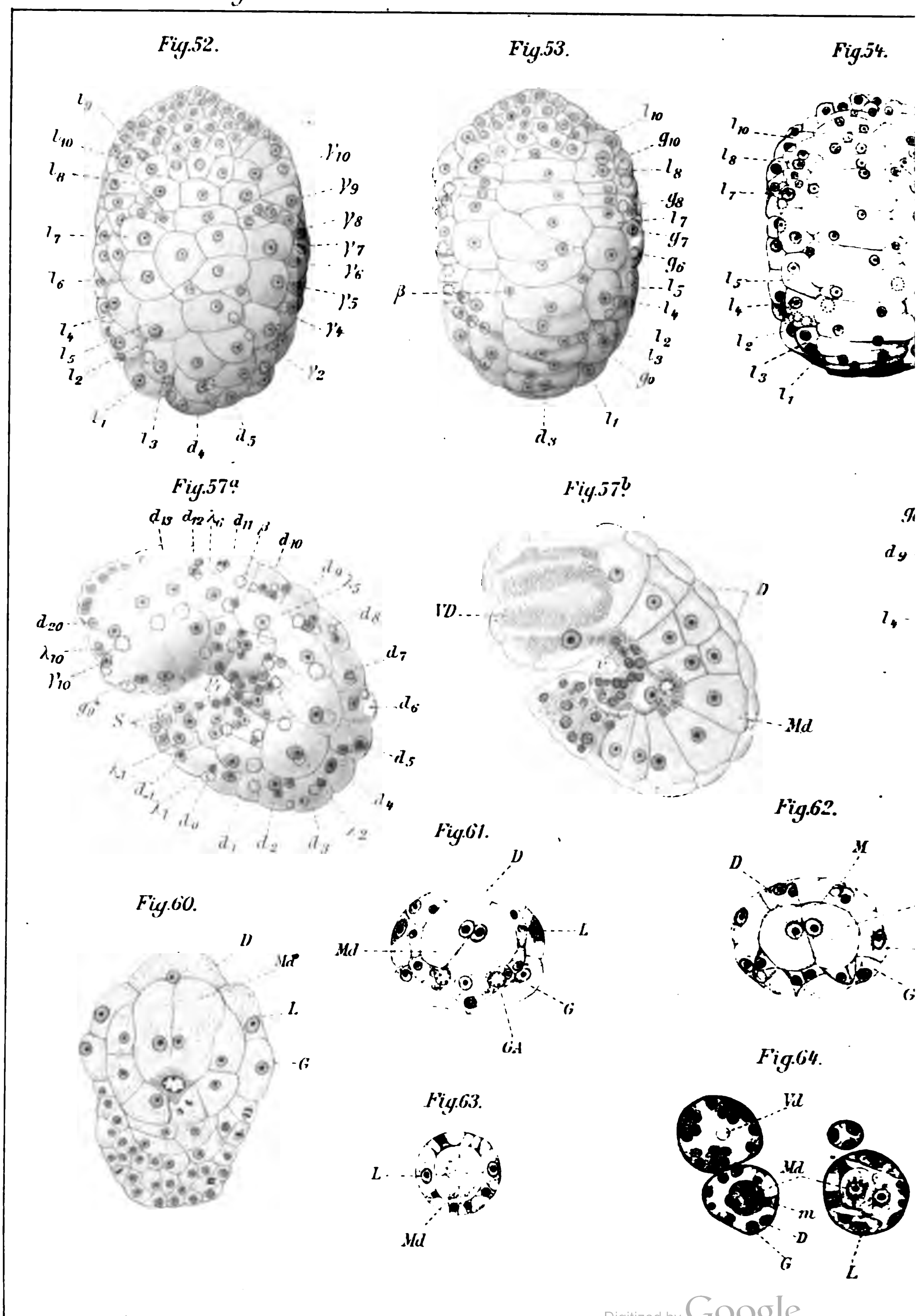
Fig. 12. Geschichtete Plattenepithelien der Cutis sich fortsetzend in den Ausführungsgang *e* der Dasselbeule. 14tägige Härtung in MÜLLERscher Flüssigkeit; Färbung mit Hämatoxylin-Eosin. Vergrößerung 1 : 550 ZEISS Apochromat 4 mm.

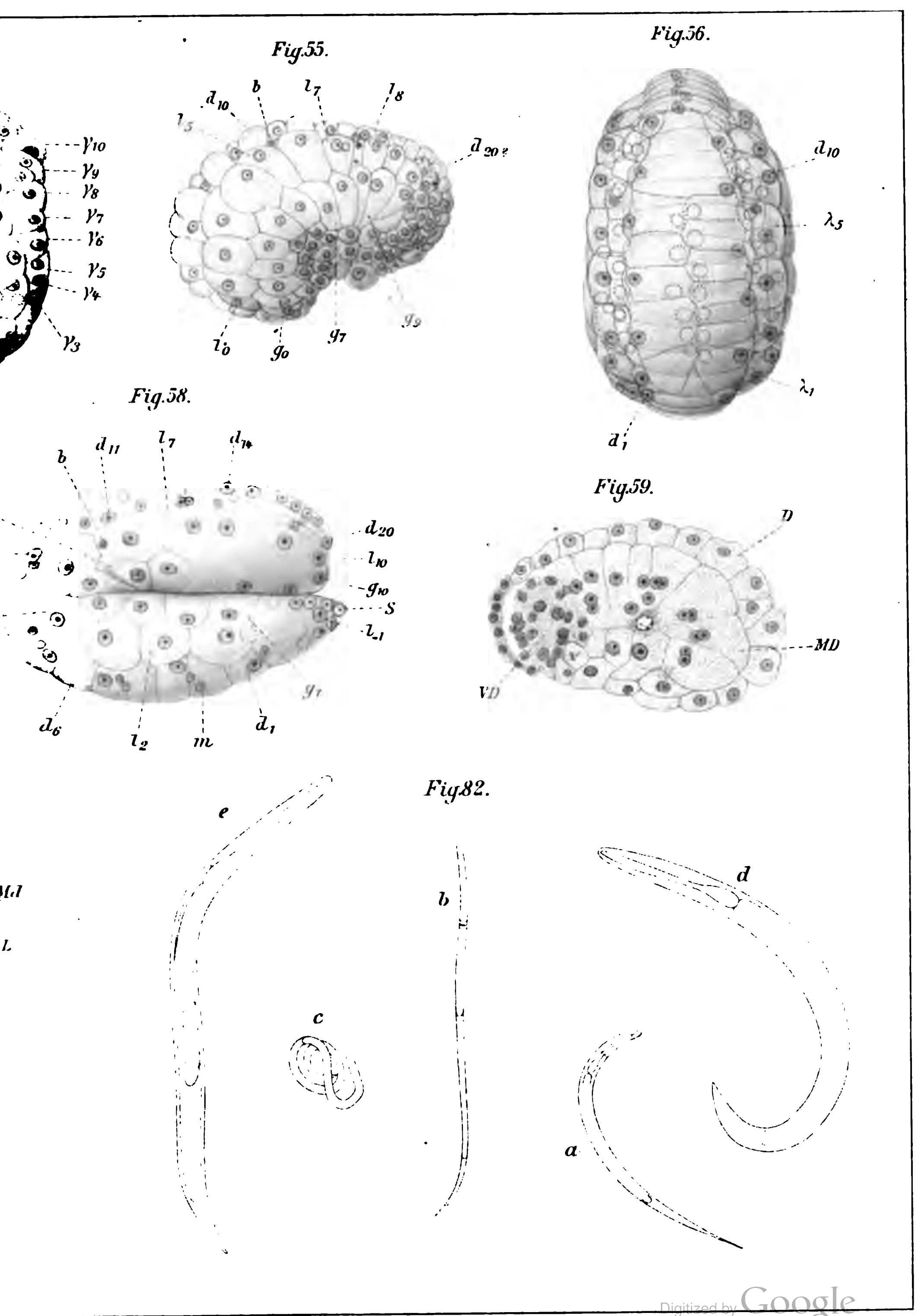
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


Fig. 35a
Fig. 35b
Fig. 36.
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 44.
Fig. 45.
Fig. 50.
VD
MD
Md
D
V
GA
M
L
G
S


Fig. 37.
MD
M
VD
GA
Fig. 49b
MD
L
GA
Fig. 42.
MD
D
L
G
GA
Fig. 43.
D
MD
L
G
D
MD
G
V
Fig. 49a
Fig. 46.
M
D
L
G
M
V
GA
Fig. 47a
M
MD
D.
L
G
M
V
Fig. 47b
VD.
Fig. 48.
M
D
MD
G
Fig. 51b
d3
d5
d7
d9
d4
d6
d8
d10
l2
l3
l4
l5
l7
l8
l10

agelmann


Fig. 52.
Fig. 53.
Fig. 54.
Fig. 57a
Fig. 57b
Fig. 60.
Fig. 61.
Fig. 62.
Fig. 63.
Fig. 64.
VD
D
Md
L
G
GA
M
m
Vd



elm Engelmann in Leipzig

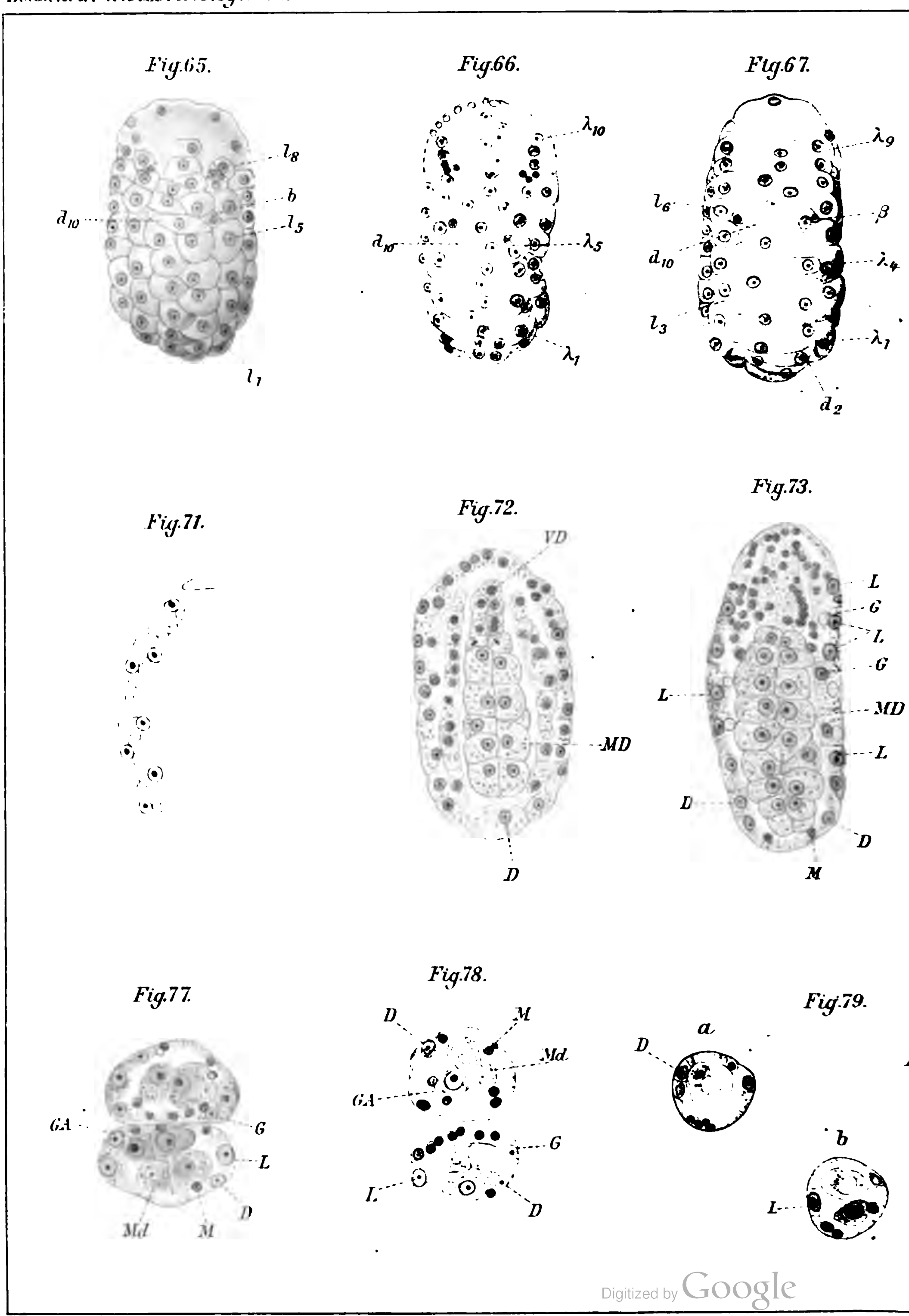
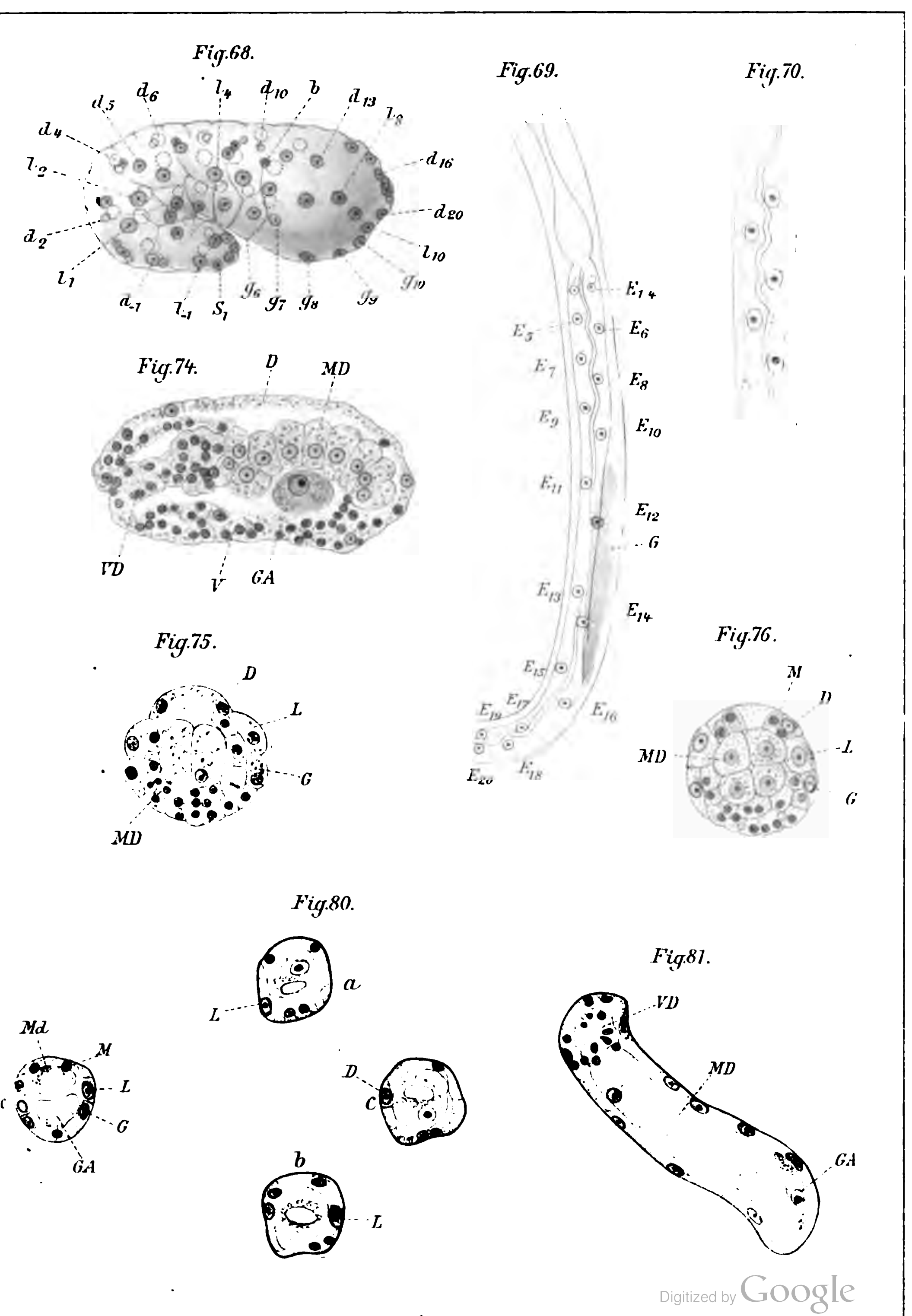


Fig. 65.
Fig. 66.
Fig. 67.
Fig. 71.
Fig. 72.
Fig. 73.
Fig. 77.
Fig. 78.
Fig. 79.


Fig. 68.
Fig. 69.
Fig. 70.
Fig. 74.
Fig. 75.
Fig. 76.
Fig. 80.
Fig. 81.

1

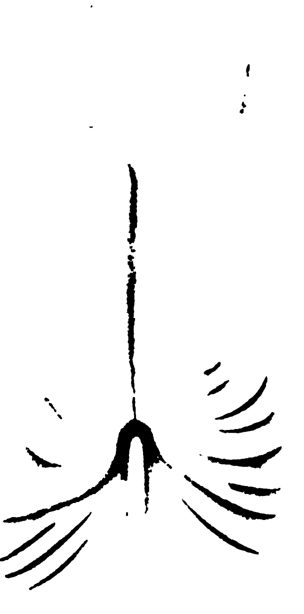
2.





4.

5.



2a.



3.



6.



7.



8

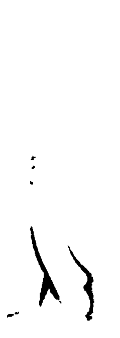
8a.

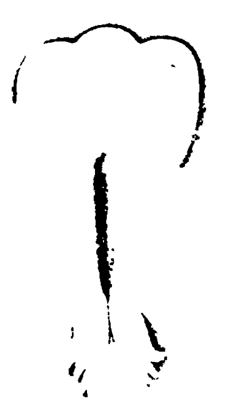


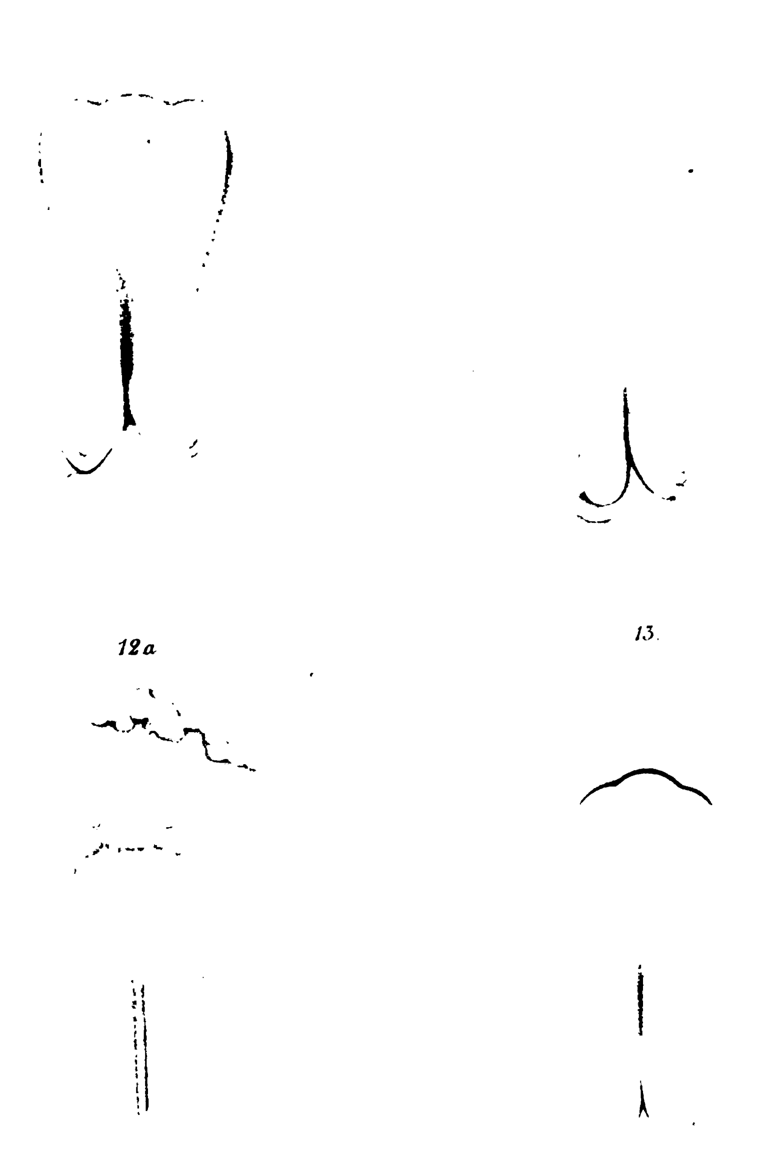


11.

12.



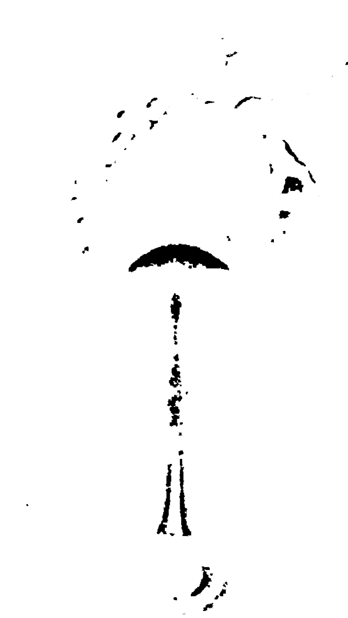




. m Engelmann

14.

14 a.



18.

15.



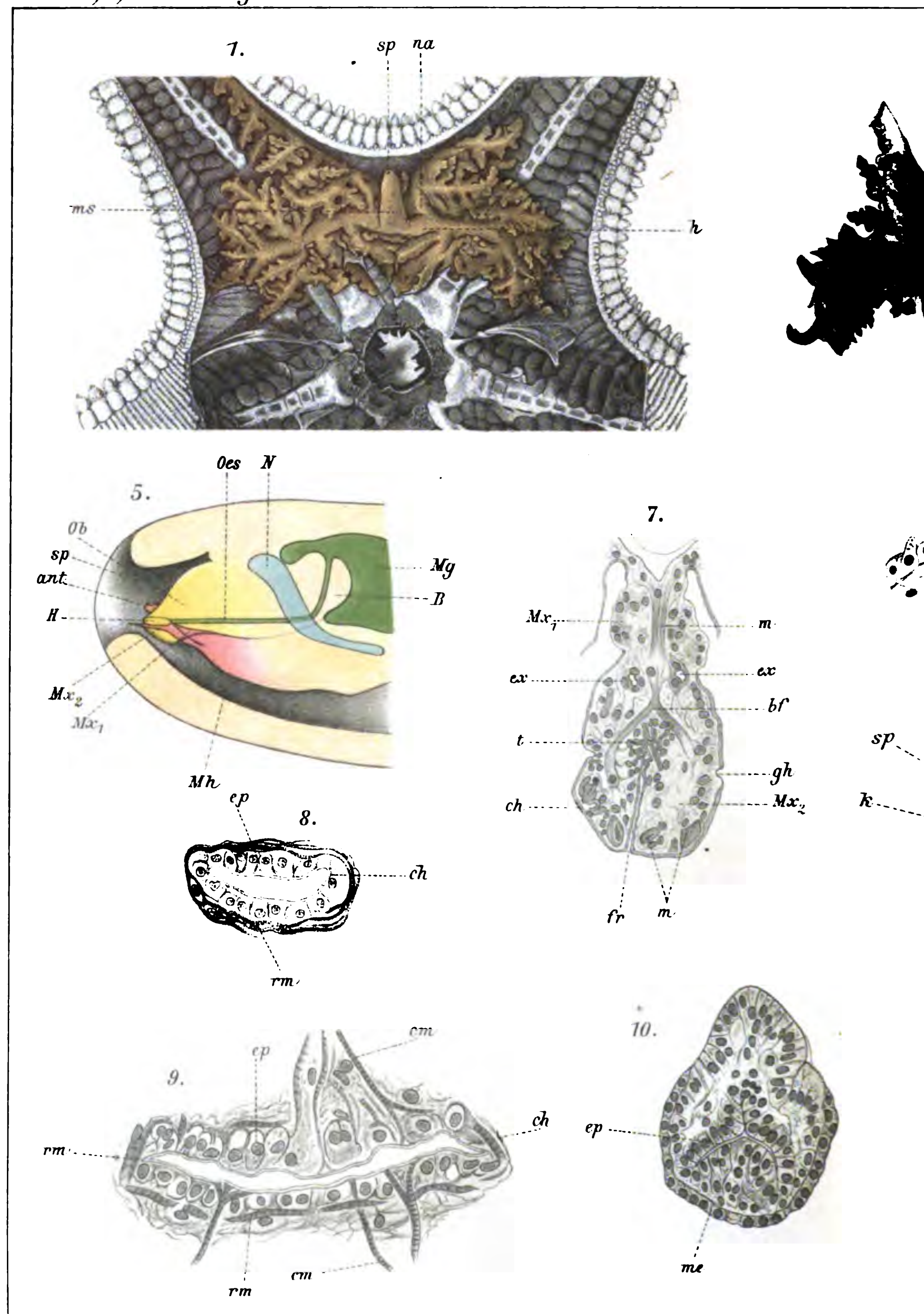
16.



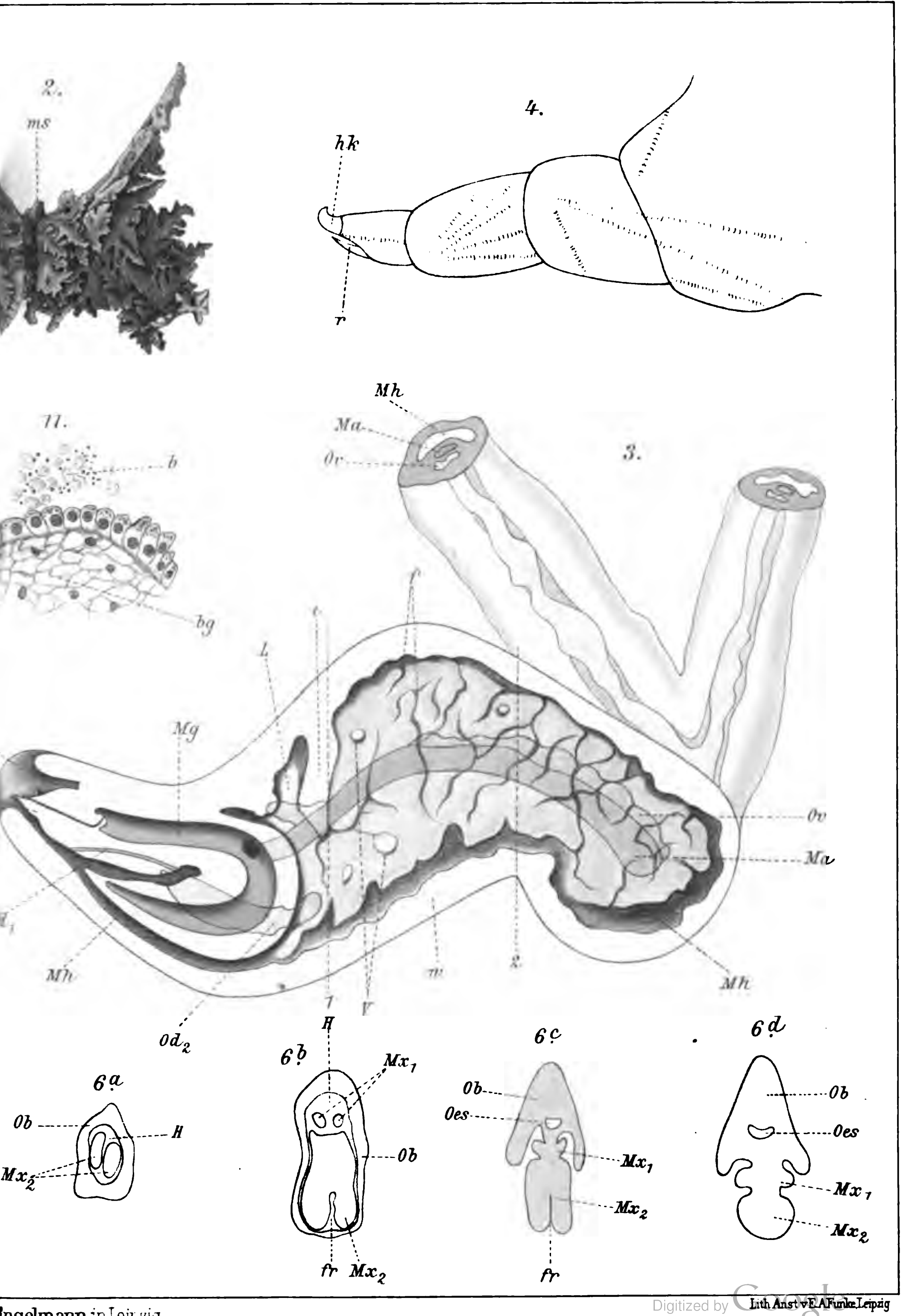
17



Engelmann

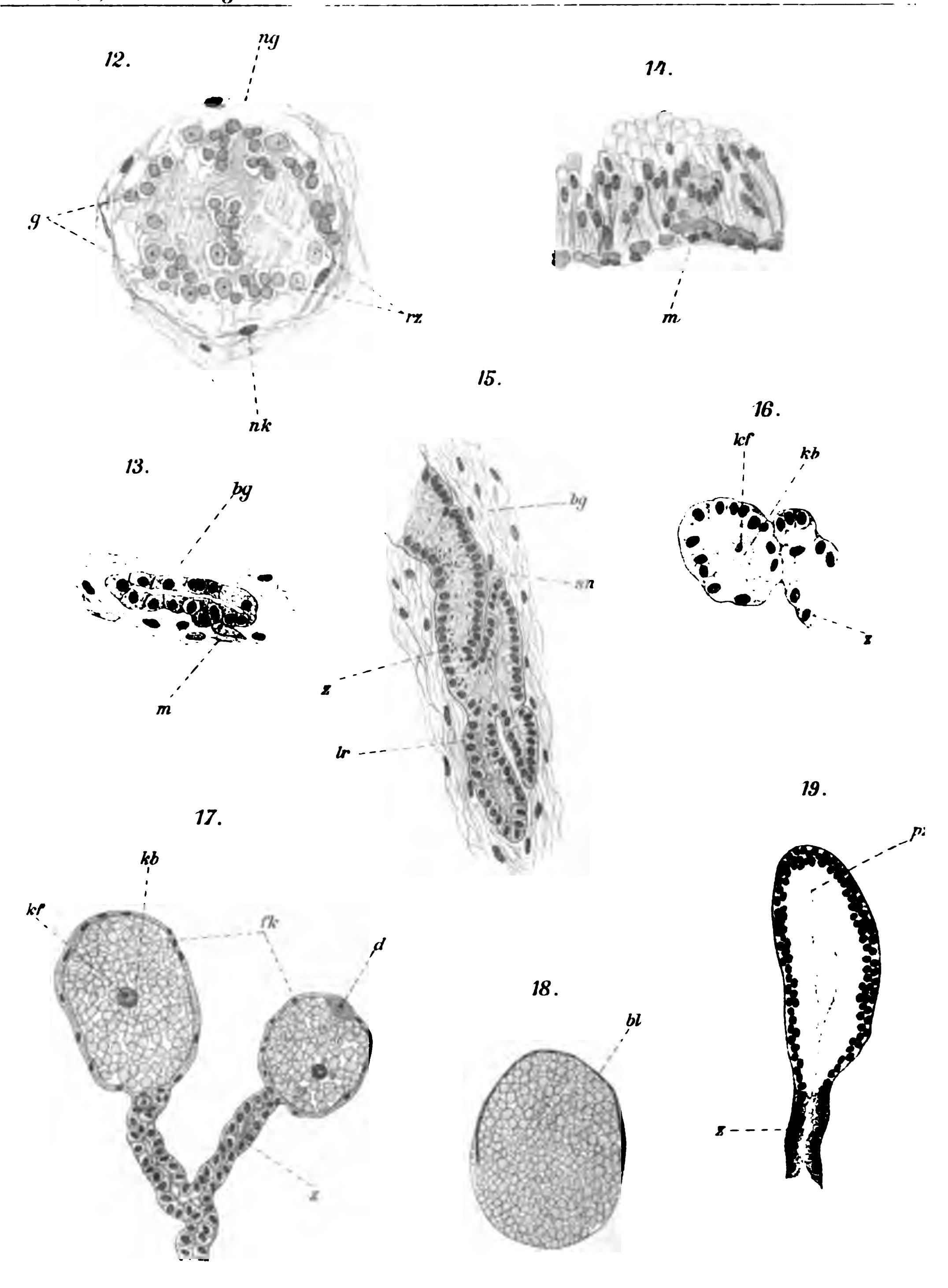


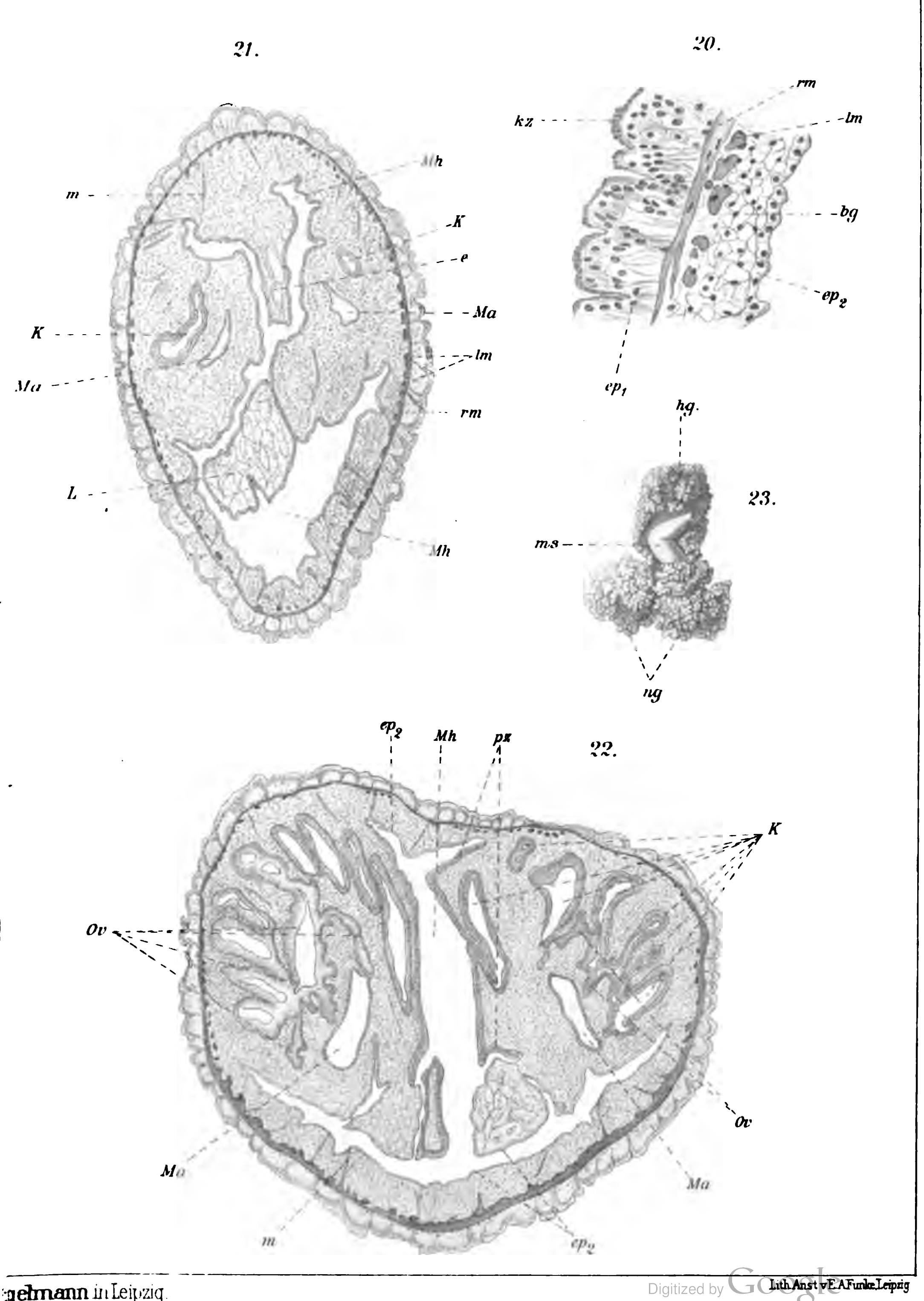
Verlag v. Wilhelm



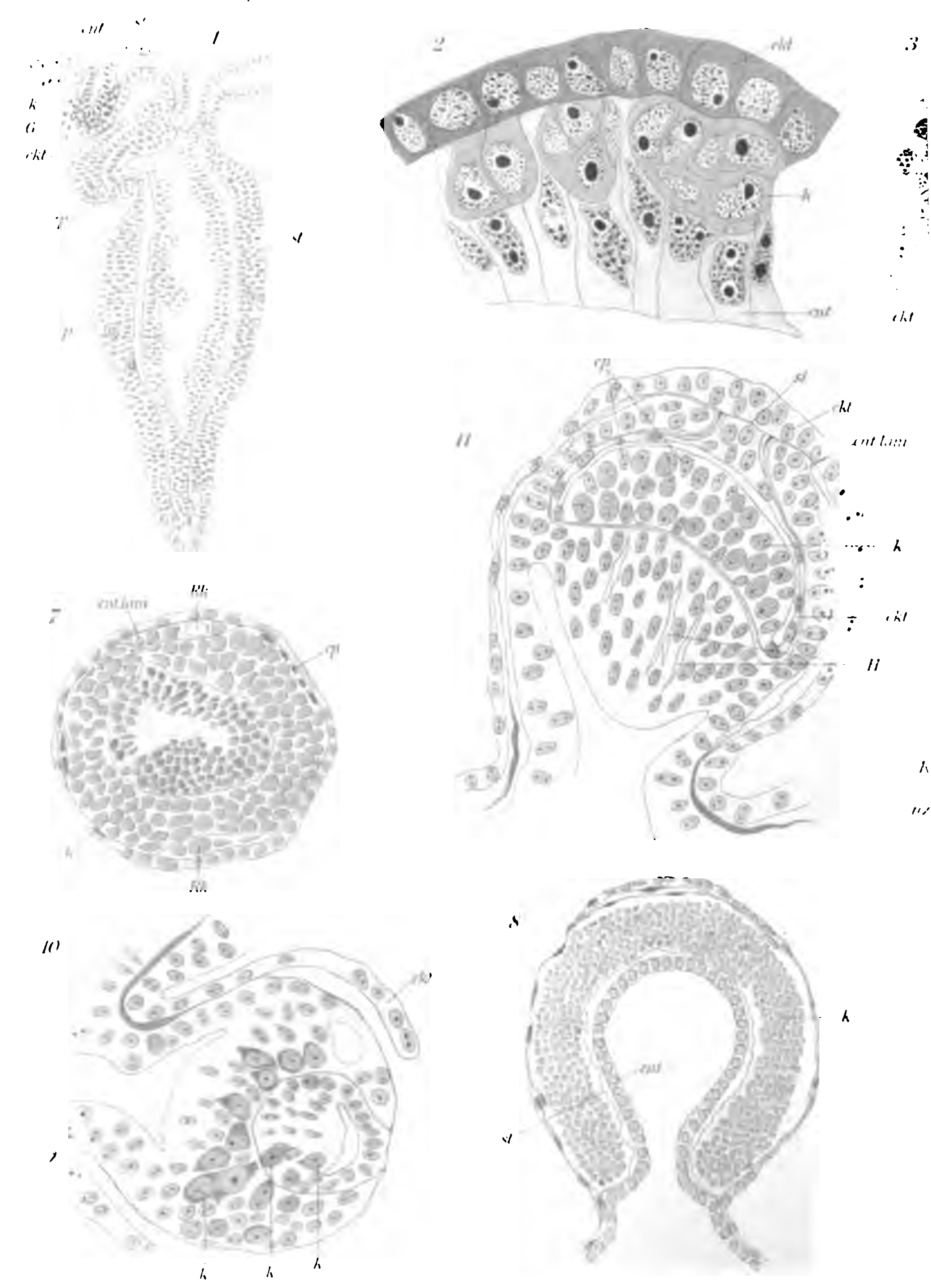
ngelmann in Leipzig.

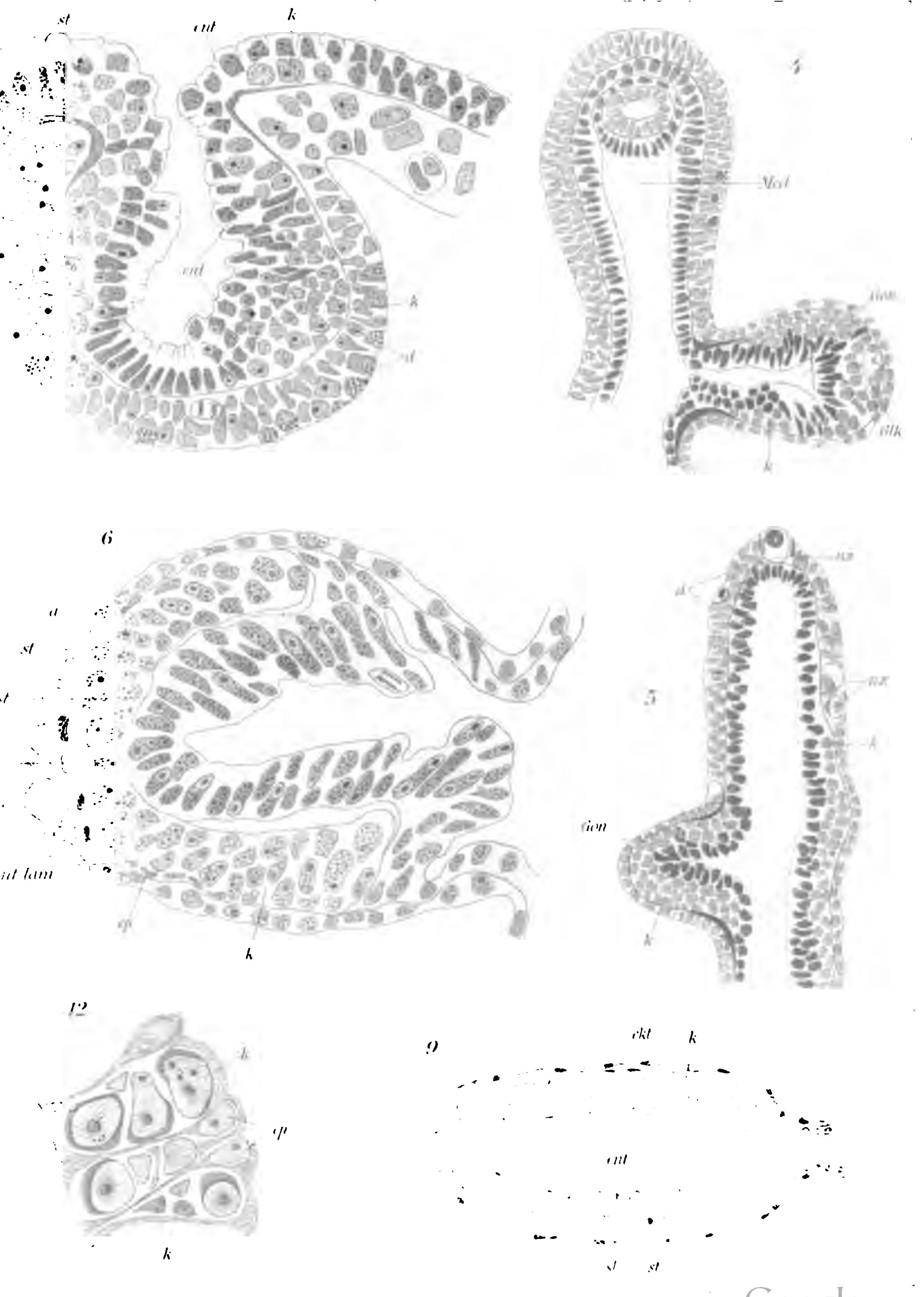
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

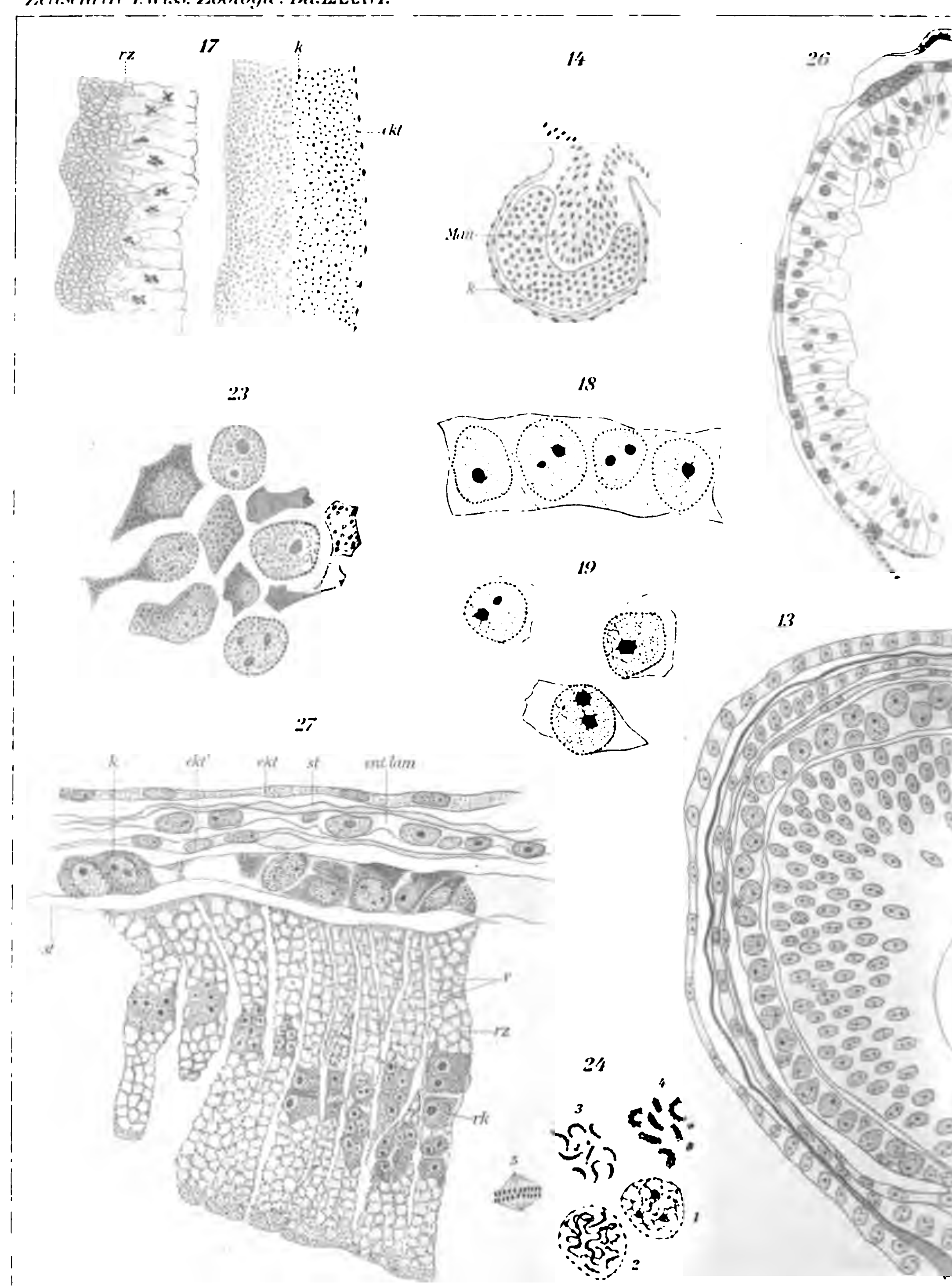

12.
ng
g
rz
nk
14.
m
15.
13.
bg
m
bg
sn
z
lr
16.
kf
kb
z
17.
kb
kf
fk
d
z
18.
bl
19.
p
z

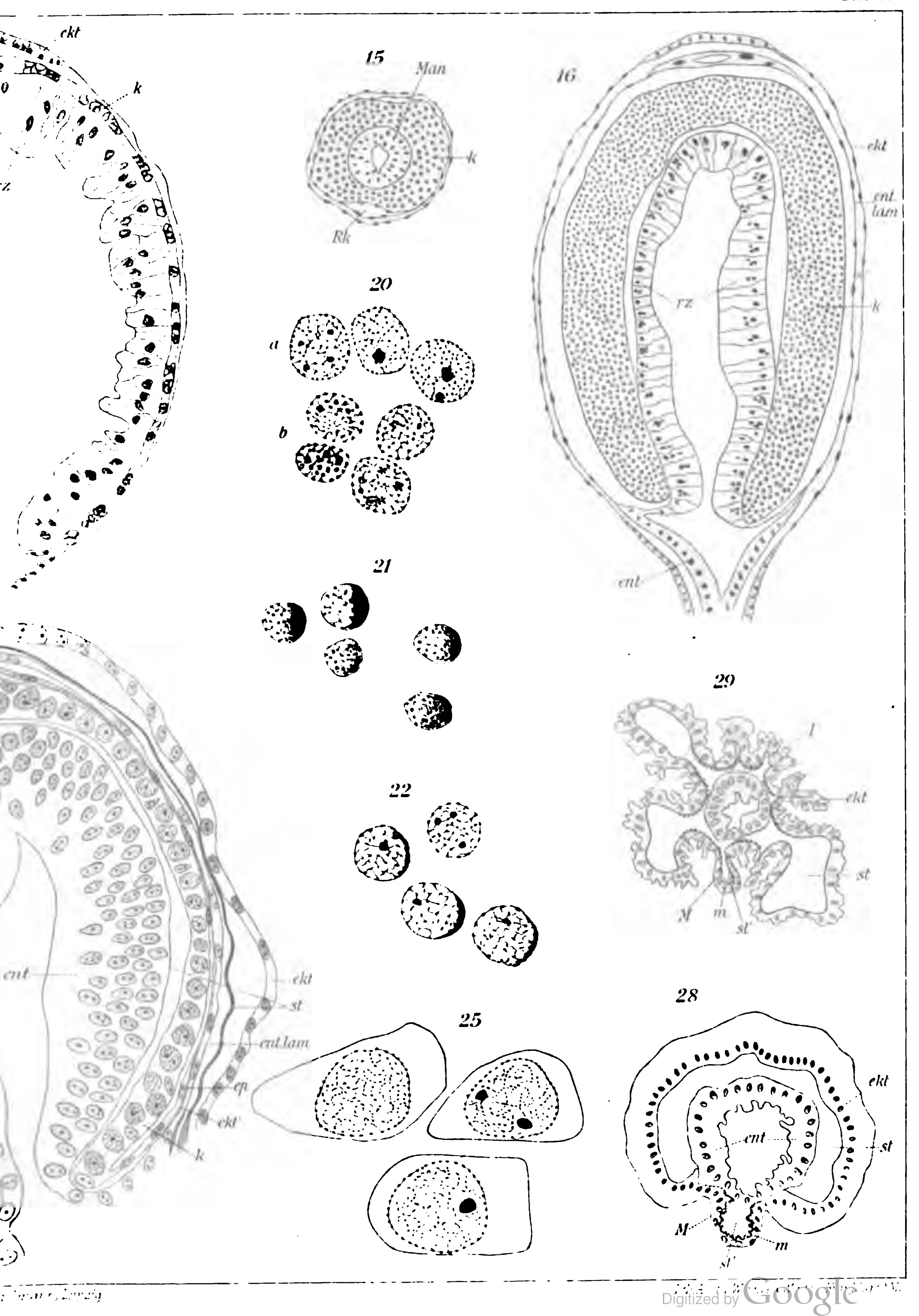


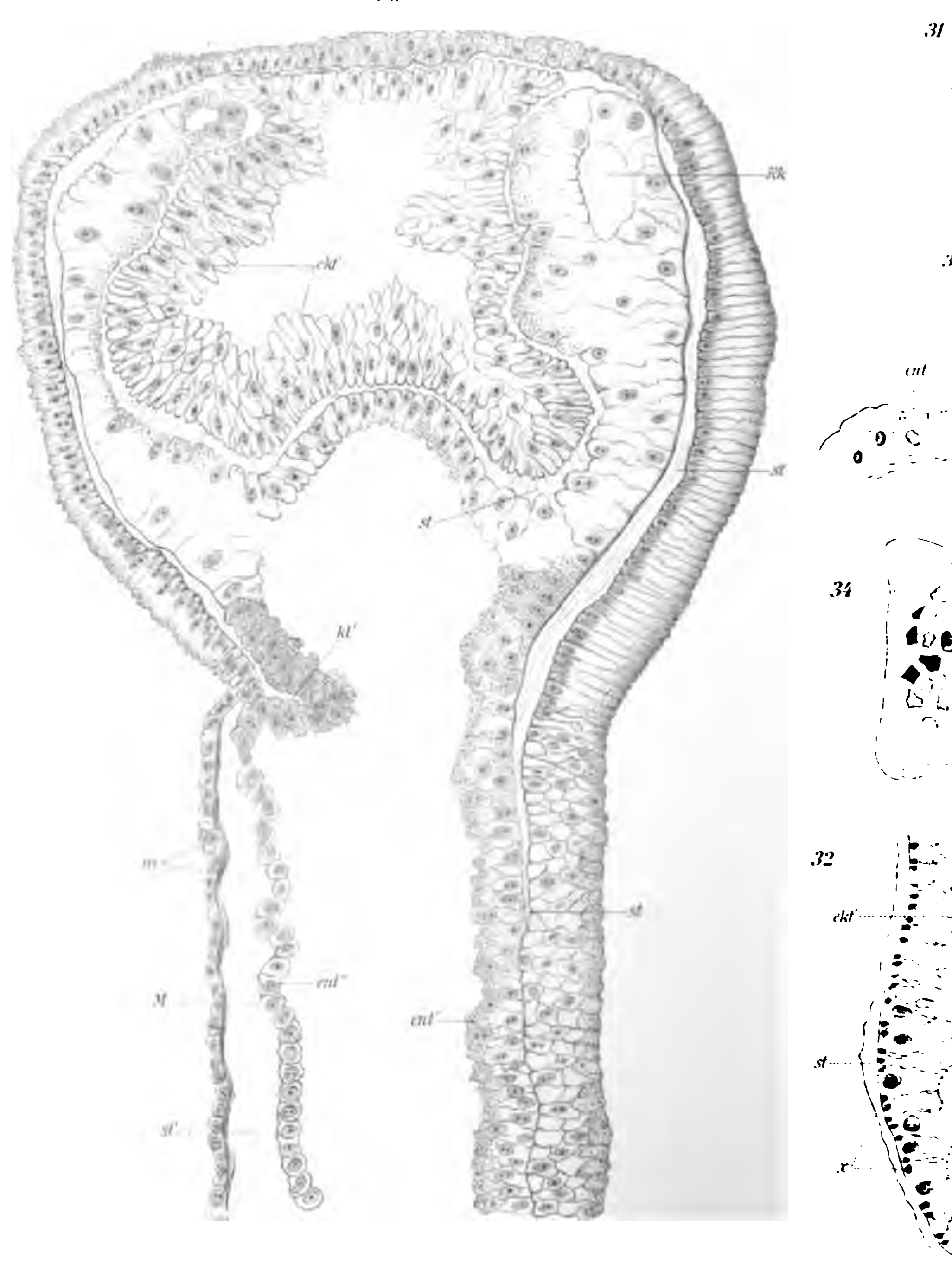
...gelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

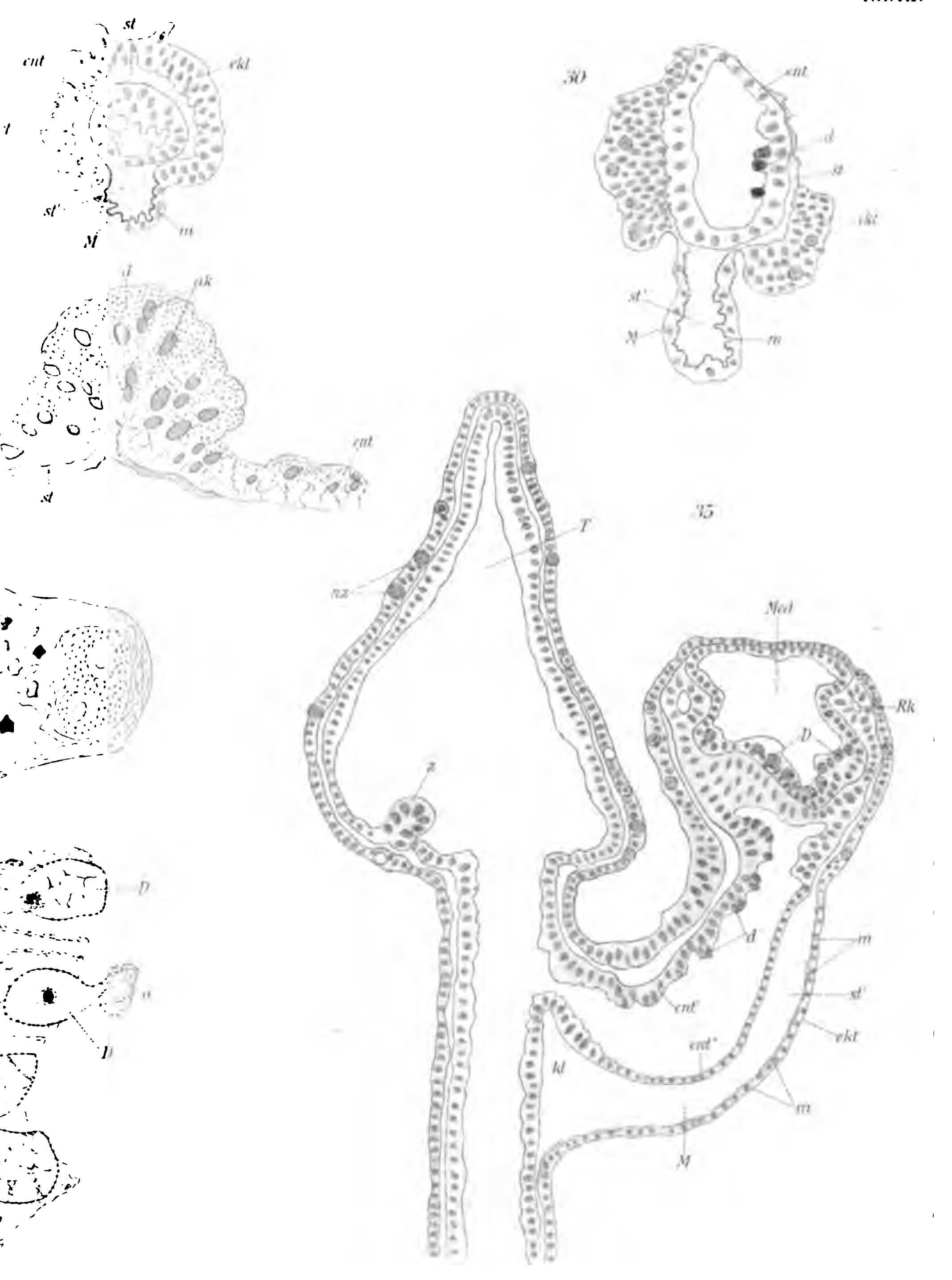

ekt
k
ent
ep
kt
ent.lam
Kk
H


st
ent
k
Mcd
Gon
dtk
6
a
st
ent lam
ep
5
nz
k
12
9
ekt
ent


17
rz
k
ekt
14
Man
k
26
23
18
19
13
27
k
ekt'
ekt
st
ent.lam
st
v
rz
rk
24
3
4
5
1
2


ekt
k
15
Man
k
Rk
16
ekt
ent lam
rz
k
ent
20
a
b
21
22
29
l
ekt
st
M
m
st
ent
ekt
st
ent.lam
ep
ekt
k
25
28
ekt
ent
st
M
m
st


36
31
34
32
ekt'
Rk
st
st
kl'
m
M
st
end''
end'
st
ent
ekt'
st
x


st
ent
ekt
st'
M
m
d
ak
ent
30
ent
d
st
ekt
st'
M
m
35
T
nz
z
Med
Rk
D
D
D
a
D
d
m
st'
ent'
ent"
ekt
kl
m
M

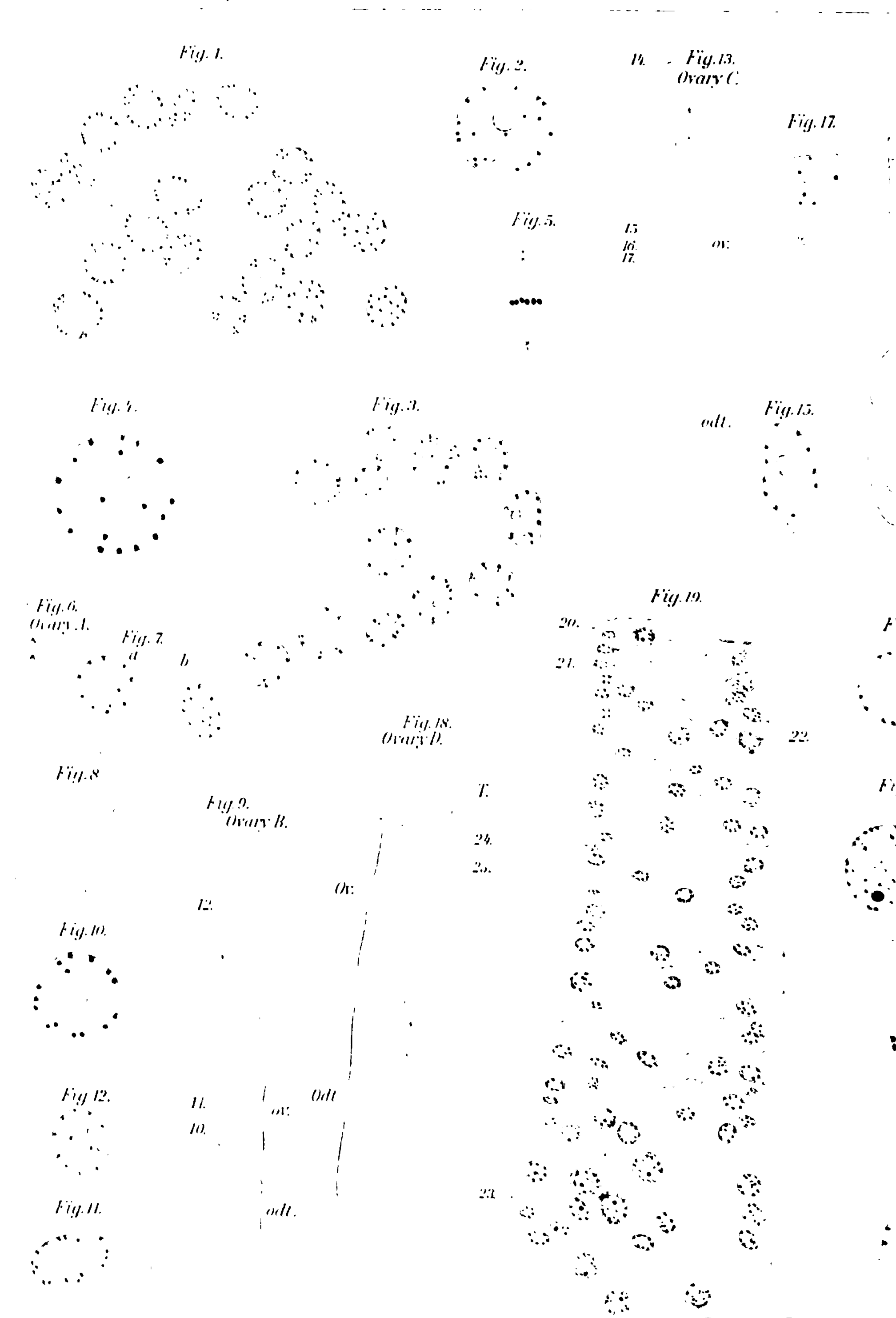

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 13.
Ovary C.
Fig. 17.
Fig. 5.
ov.
Fig. 4.
Fig. 3.
odt.
Fig. 15.
Fig. 6.
Ovary A.
Fig. 7.
Fig. 19.
Fig. 18.
Ovary D.
Fig. 8
Fig. 9.
Ovary B.
Ov.
Fig. 10.
Fig 12.
Odt
ov.
Fig. 11.
odt.

Fig. 14.

Fig. 27.

Fig. 28.

a b

Fig. 37.
Ovary F

Fig. 38.

38.

x. 39, a

41

43.

Fig. 29.

a b

42

Ov.

Fig. 39.

a b

44

45.

46

z. z.

Fig. 40.

odt

Fig. 16.

Fig. 26.
Ovary E.

Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 41.

Fig. 21.

t.

Fig. 42

Fig. 32.

27.

Fig. 34.

Fig. 43.

Fig. 23.

Fig. 44.

28

Fig. 33.

Fig. 24.

36.

ov.

29.

Fig. 45.

a b

30

31

32

Fig. 35.

Fig. 25.

Fig. 46

a b

Odt.

Fig. 36.

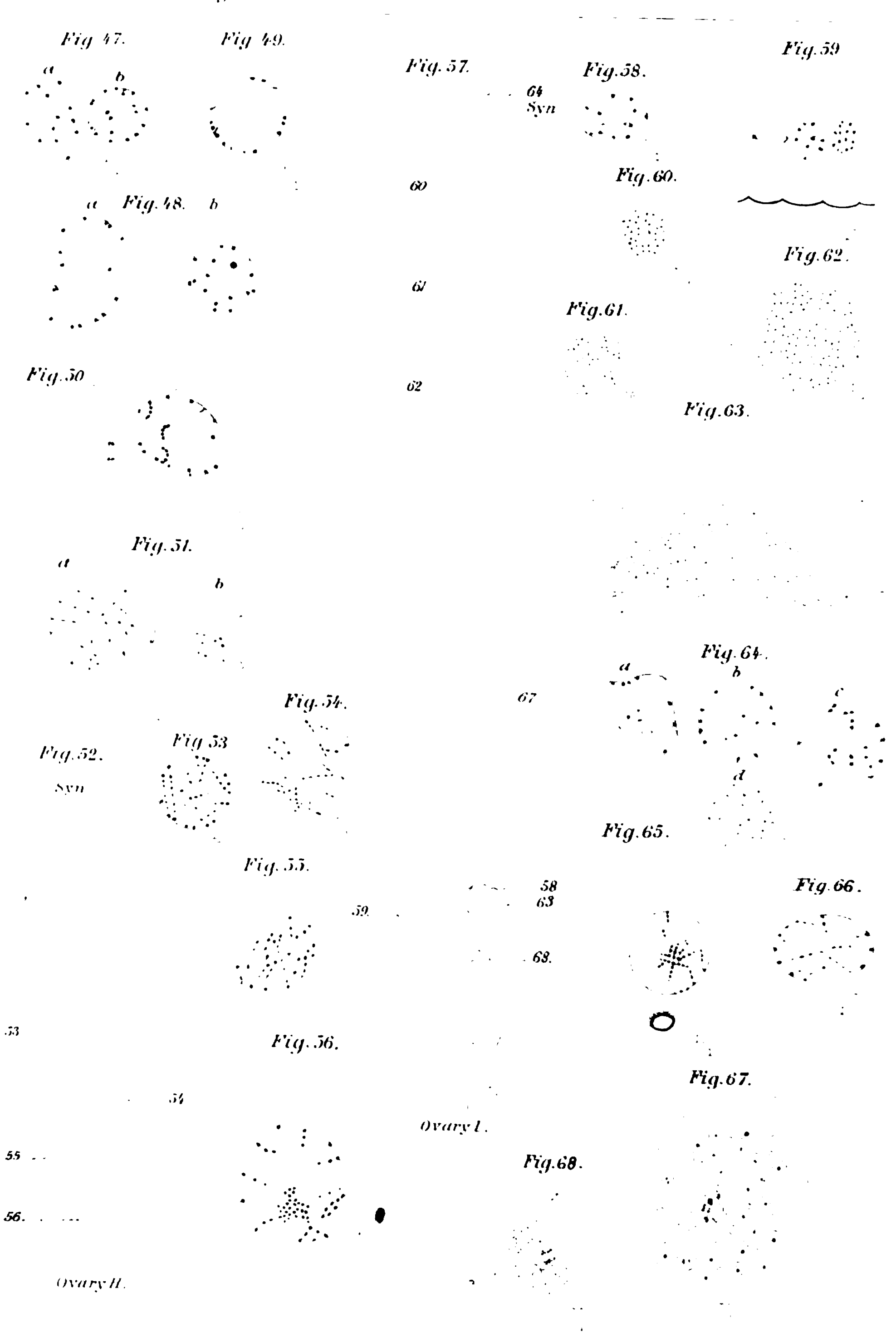

Fig. 47.
a
b
Fig. 49.
Fig. 57.
64
Syn
Fig. 58.
Fig. 59
Fig. 48.
a
b
60
Fig. 60.
61
Fig. 62.
Fig. 61.
Fig. 50.
62
Fig. 63.
Fig. 51.
a
b
Fig. 64.
a
b
c
d
67
Fig. 54.
Fig. 52.
Syn
Fig. 53
Fig. 65.
Fig. 55.
59.
58
63
68.
Fig. 66.
53
Fig. 56.
Fig. 67.
54
Ovary I.
55
Fig. 68.
56.
Ovary II.

Fig. 69.

70

Fig. 70.

Fig. 78.

Fig. 71.

Fig. 72.

Fig. 79.

Fig. 74.

Fig. 75.

Fig. 76.

Fig. 77.

Fig. 80

Fig. 81.

Ovary J

Fig. 73.

a

b

a

82

Fig. 82.

Fig. 83.

81

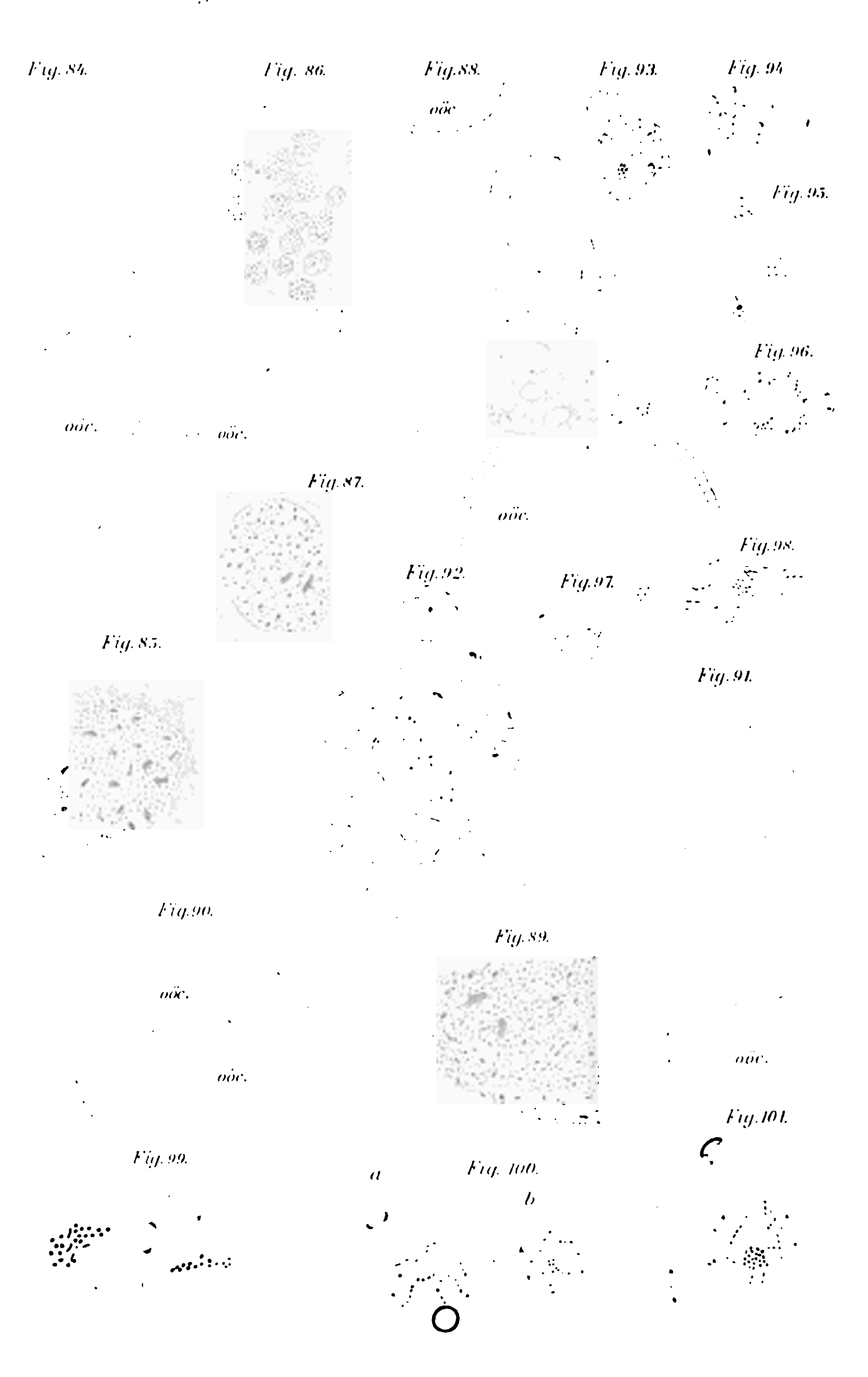

Fig. 84.
Fig. 86.
Fig. 88.
Fig. 93.
Fig. 94.
oöc.
Fig. 95.
Fig. 96.
oöc.
oöc.
Fig. 87.
oöc.
Fig. 98.
Fig. 92.
Fig. 97.
Fig. 85.
Fig. 91.
Fig. 90.
Fig. 89.
oöc.
oöc.
oöc.
Fig. 101.
Fig. 99.
a
Fig. 100.
b

Fig. 1.

Ovary A

Fig. 2

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15

Ovary B

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig 22

Fig. 23.

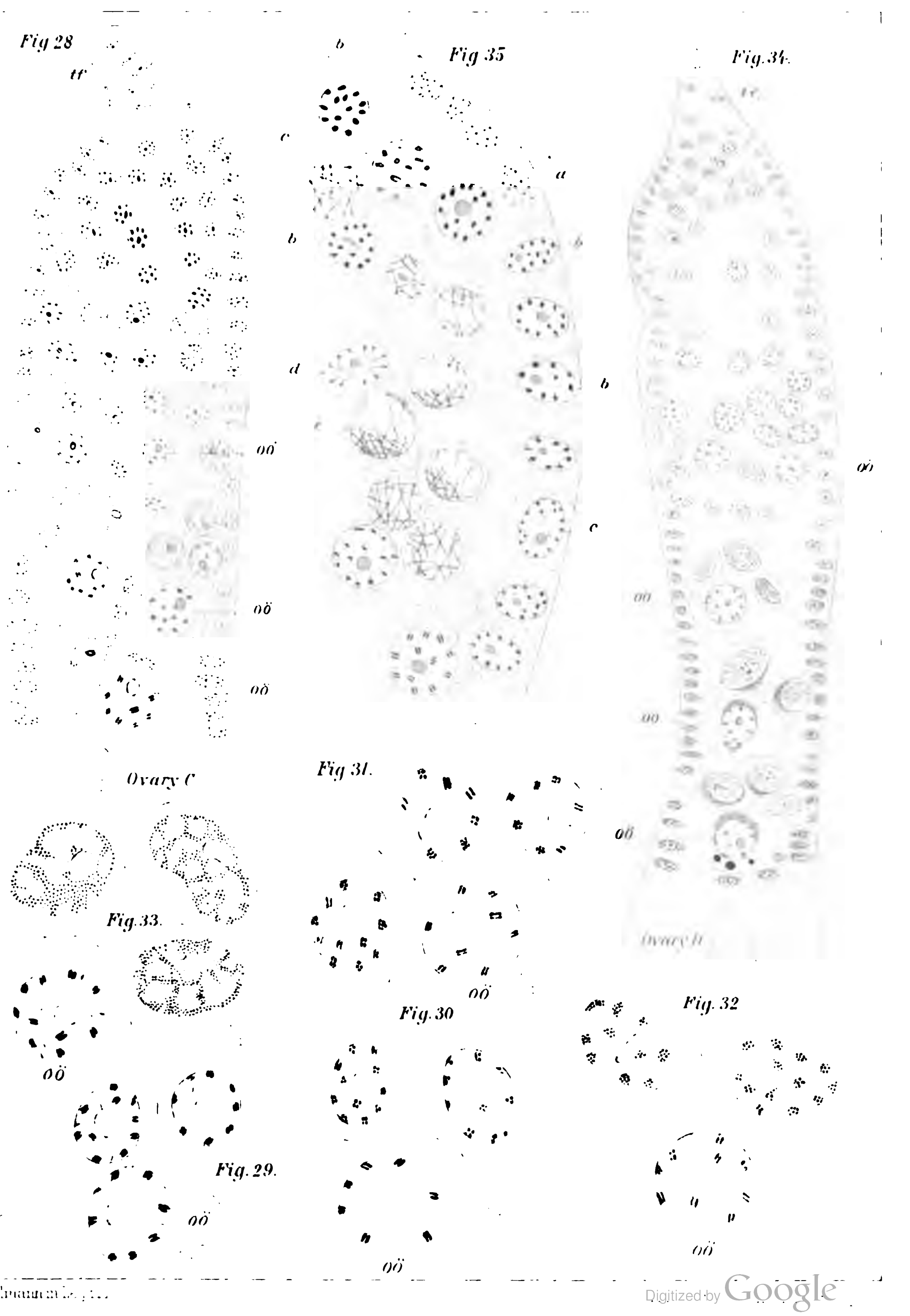
Fig. 24.

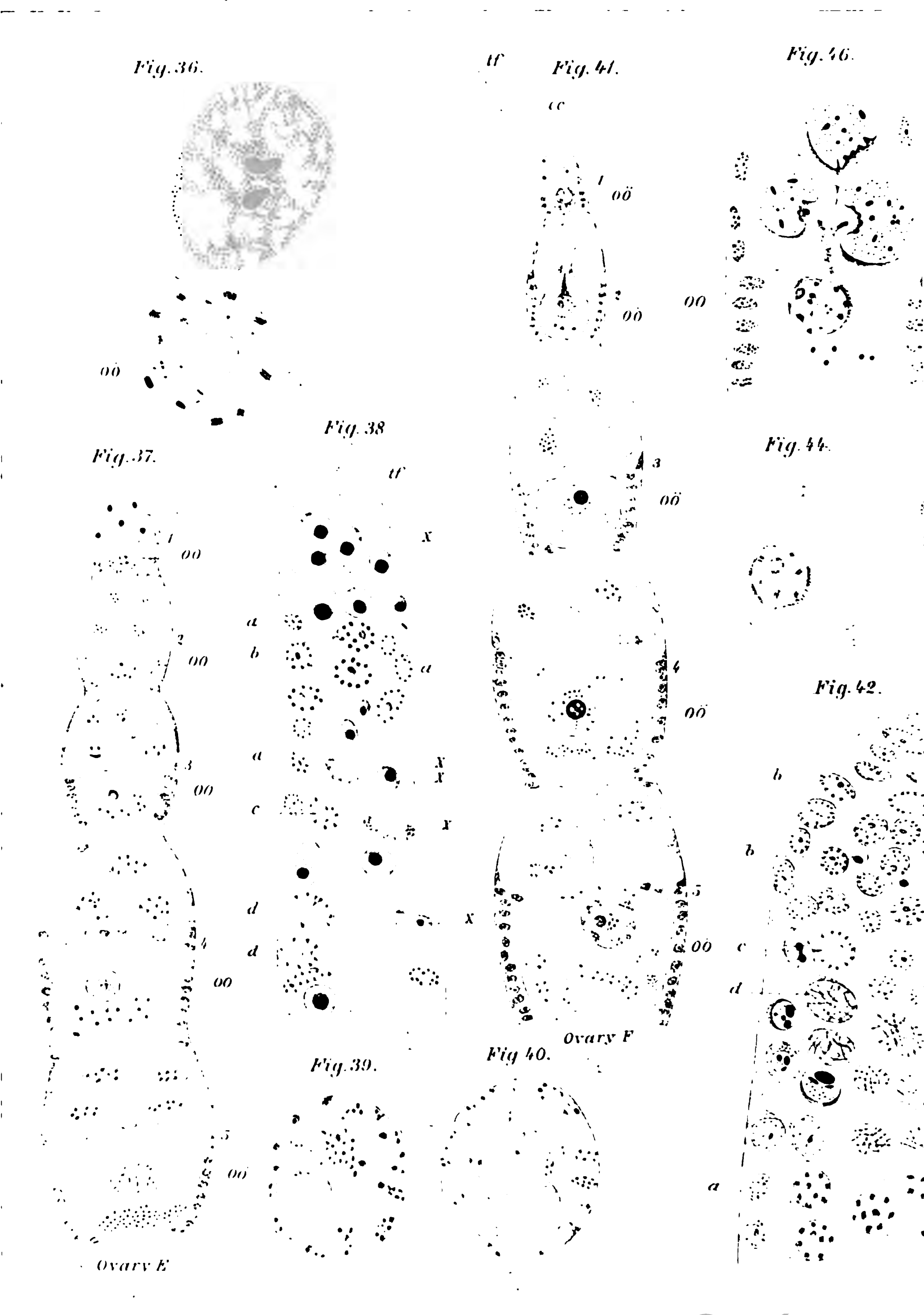
Fig. 25.

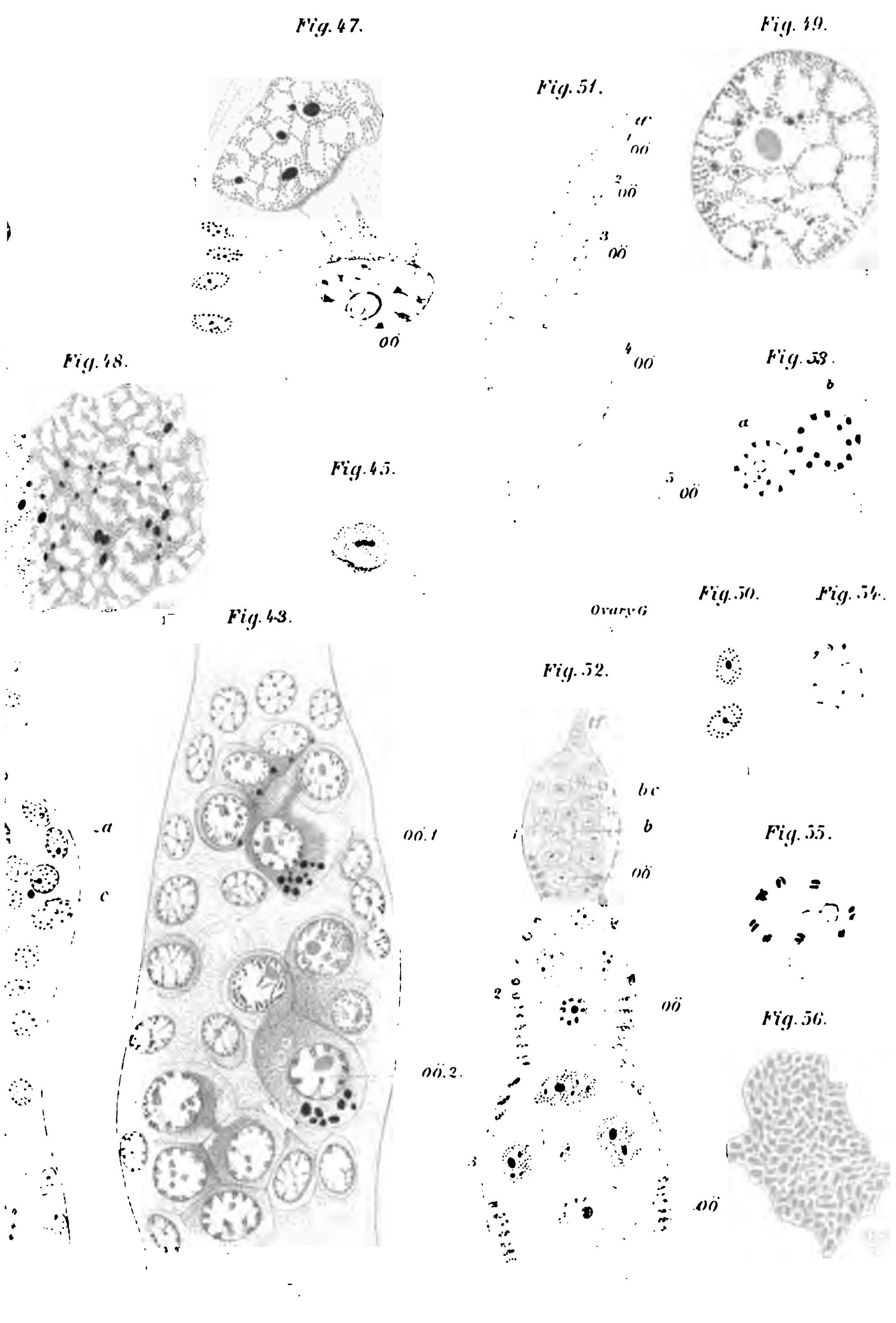
Fig. 26.

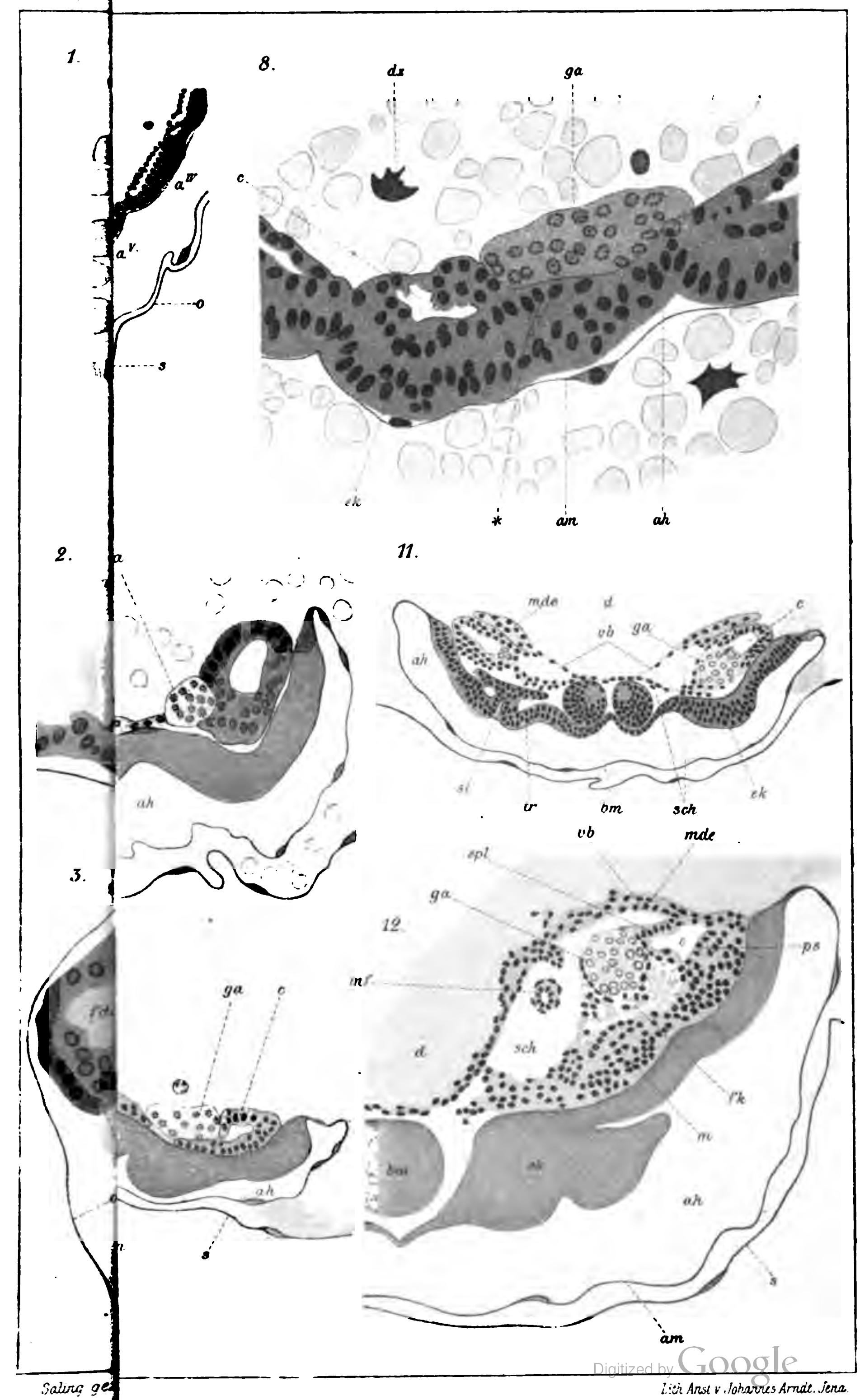
Fig. 27.

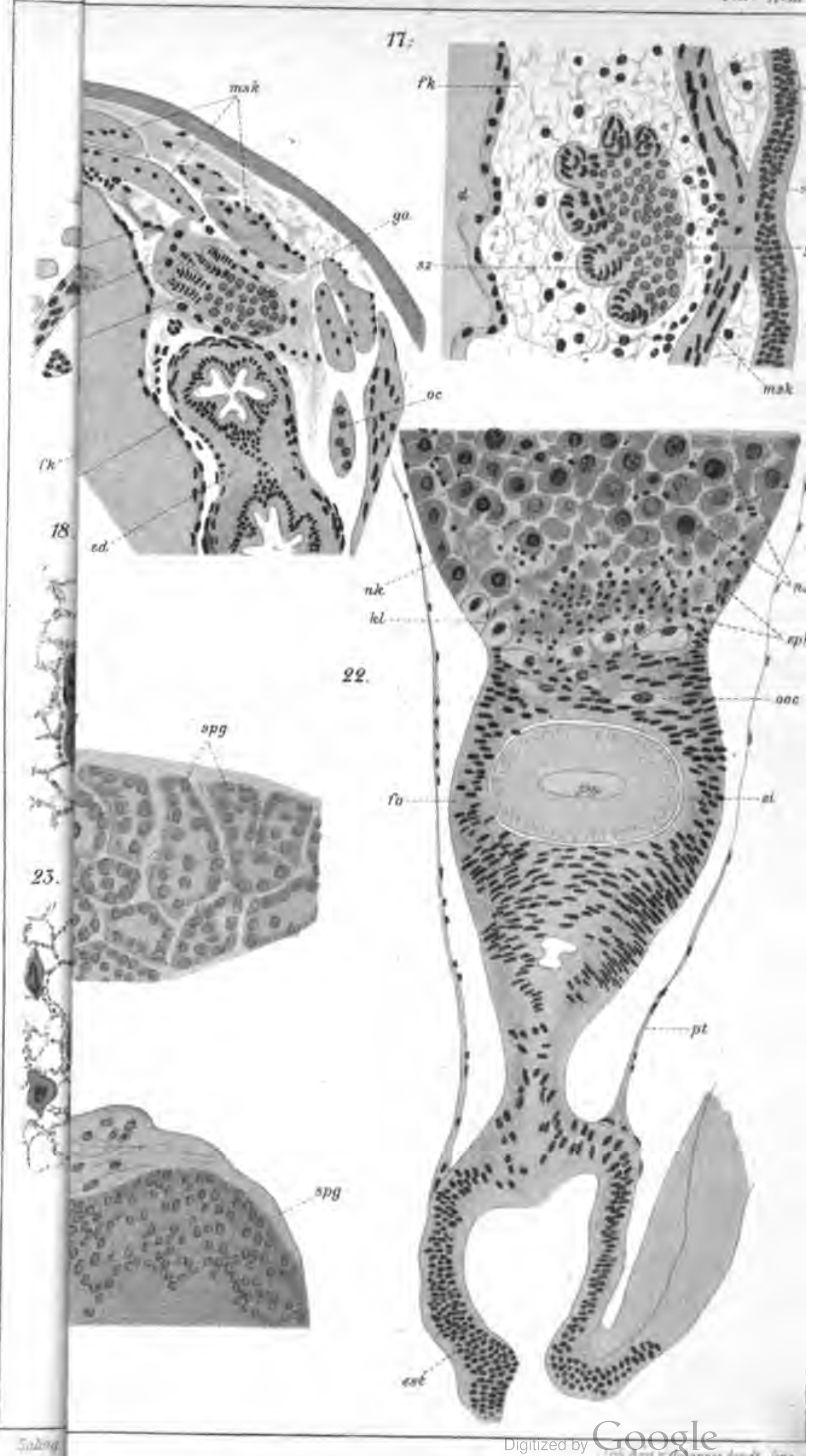
Wilhelm E.

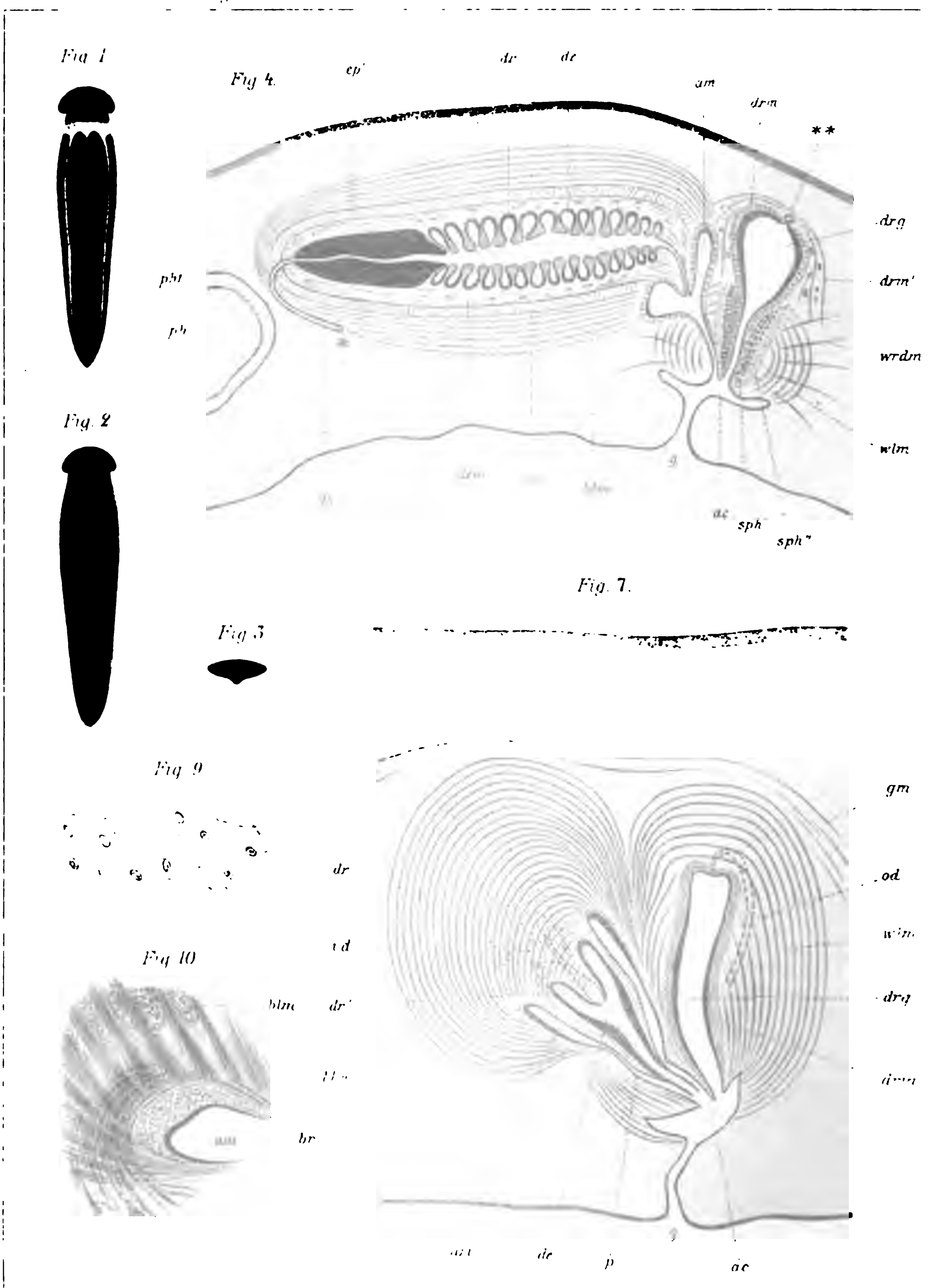

Fig 28
Fig 35
Fig. 34.
Ovary C
Fig 31.
Fig. 33.
Fig. 30
Fig. 32
Fig. 29.
Ovary B

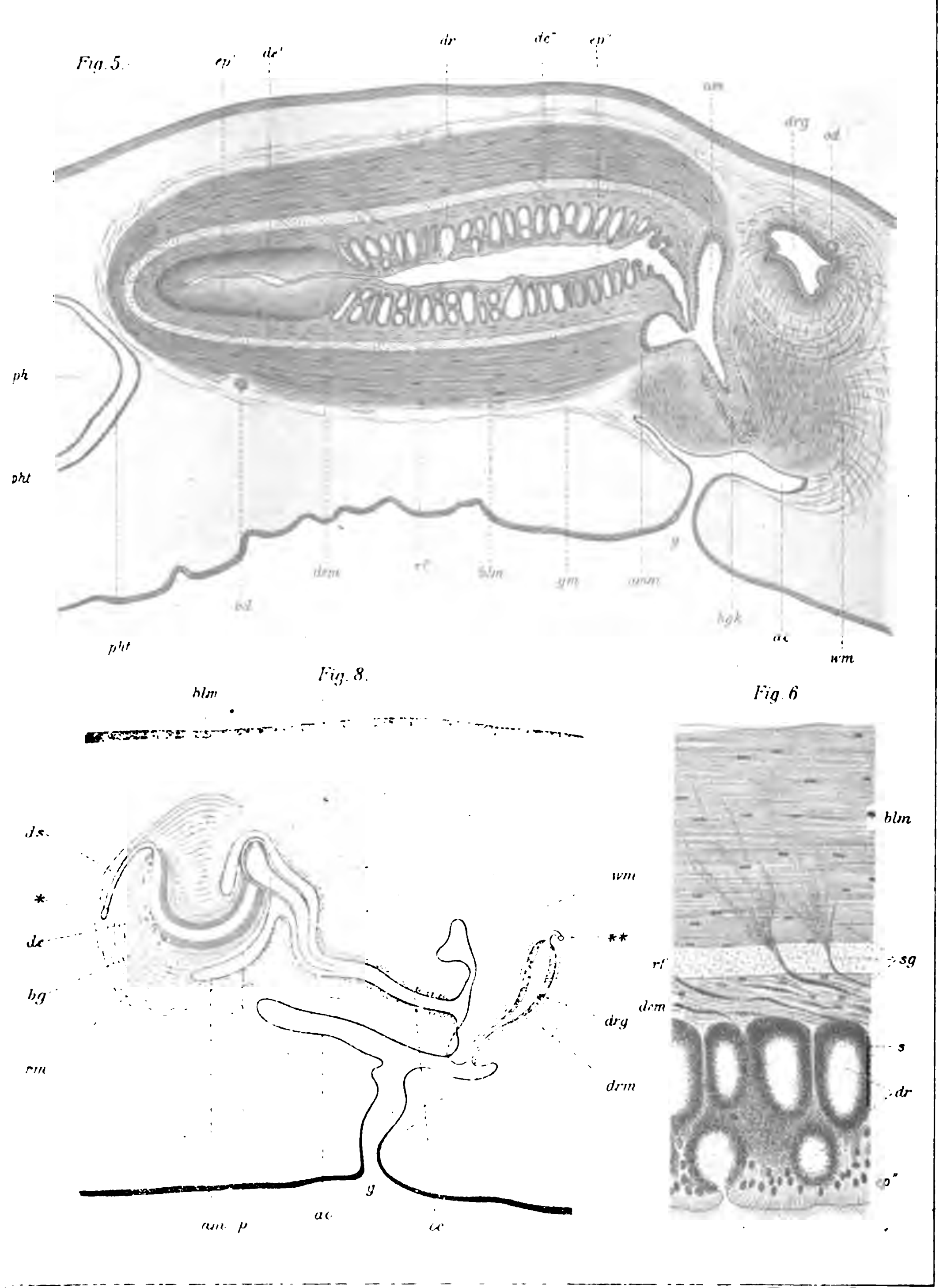

Fig. 36.
oö
Fig. 37.
oo
oo
oo
oo
oo
Ovary E
Fig. 38
tf
x
a
b
a
a
x
x
c
x
d
x
d
Fig. 39.
Fig. 40.
tf
Fig. 41.
cc
oö
oö
oö
oö
oo
Ovary F
Fig. 46.
oo
Fig. 44.
Fig. 42.
b
b
c
d
a

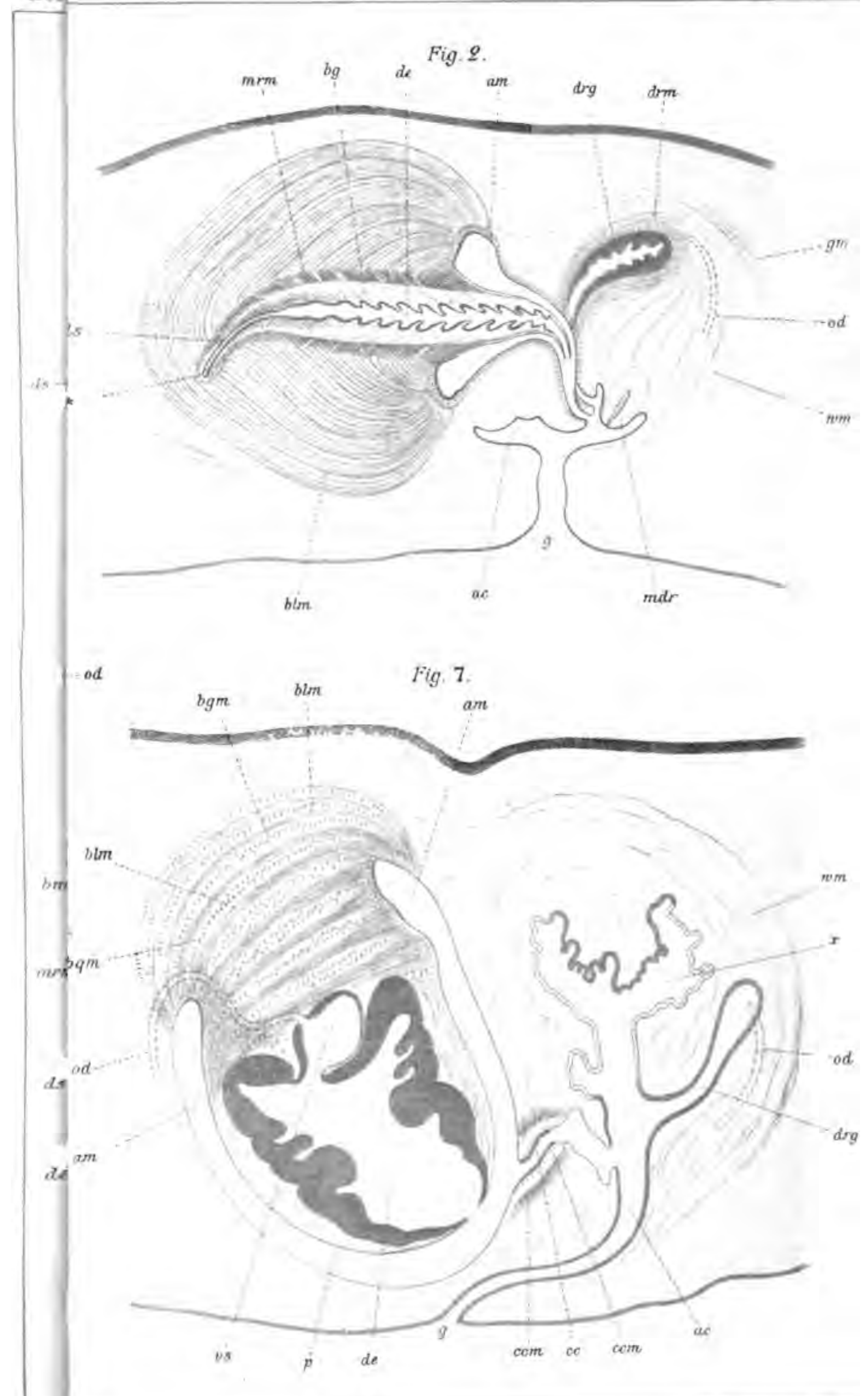

Fig. 47.
oo
Fig. 51.
a
1 oo
2 oo
3 oo
4 oo
5 oo
Fig. 49.
Fig. 48.
Fig. 45.
Fig. 53.
a
b
Fig. 43.
a
c
oo.1
oo.2
Ovary G
Fig. 50.
Fig. 54.
Fig. 52.
a
bc
b
oo
2
3
oo
oo
Fig. 55.
Fig. 56.


1.
a^IV
a^V
o
s
8.
dz
ga
c
ek
*
am
ah
2.
a
ah
11.
mde
d
vb
ga
c
ah
si
tr
bm
sch
ek
3.
ga
c
ah
s
vb
mde
spl
ga
12.
mf
c
ps
d
sch
fk
m
ah
s
am


17.
fk
d
sz
msk
18.
msk
ga
oc
fk
ed
22.
nk
kl
sp
ooc
fo
pt
est
23.
spg
spg


Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 7.
Fig. 9
Fig. 10
ep'
dr
de
am
drm
**
drg
drm'
wrdm
wlm
ac
sph'
sph"
ph
gm
od
drg
dr
dr'
br
de
p
ac


Fig. 5.
ep'
de'
dr
de"
ep"
am
drg
od
ph
pht
dem
rf
blm
gm
amm
g
od
hgk
ac
wm
pht
Fig. 8.
blm
ds.
*
de
bg
rm
wm
**
rf
drg
drm
g
ac
ae
Fig. 6
blm
sg
dem
s
dr



Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena


ss
pz
g. 15.
Engelmann in Lei


Fig.19.
l.m.
od
pz
Fig.25.
Fig.29.
pz.
32.
f.ep.
tl
k.h
nz
Verlag von Wilhelm



Fig.26.

Fig.33.

Engelmann in Leipzig.

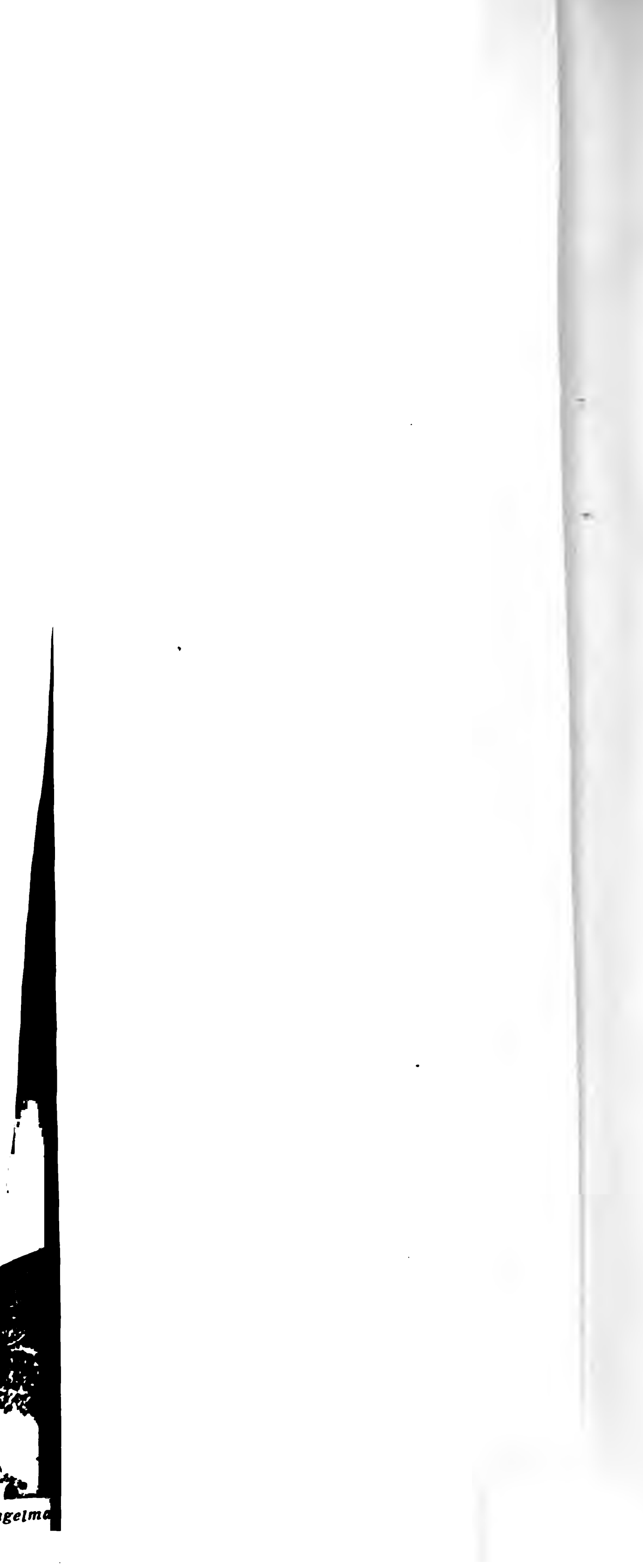
ig.51

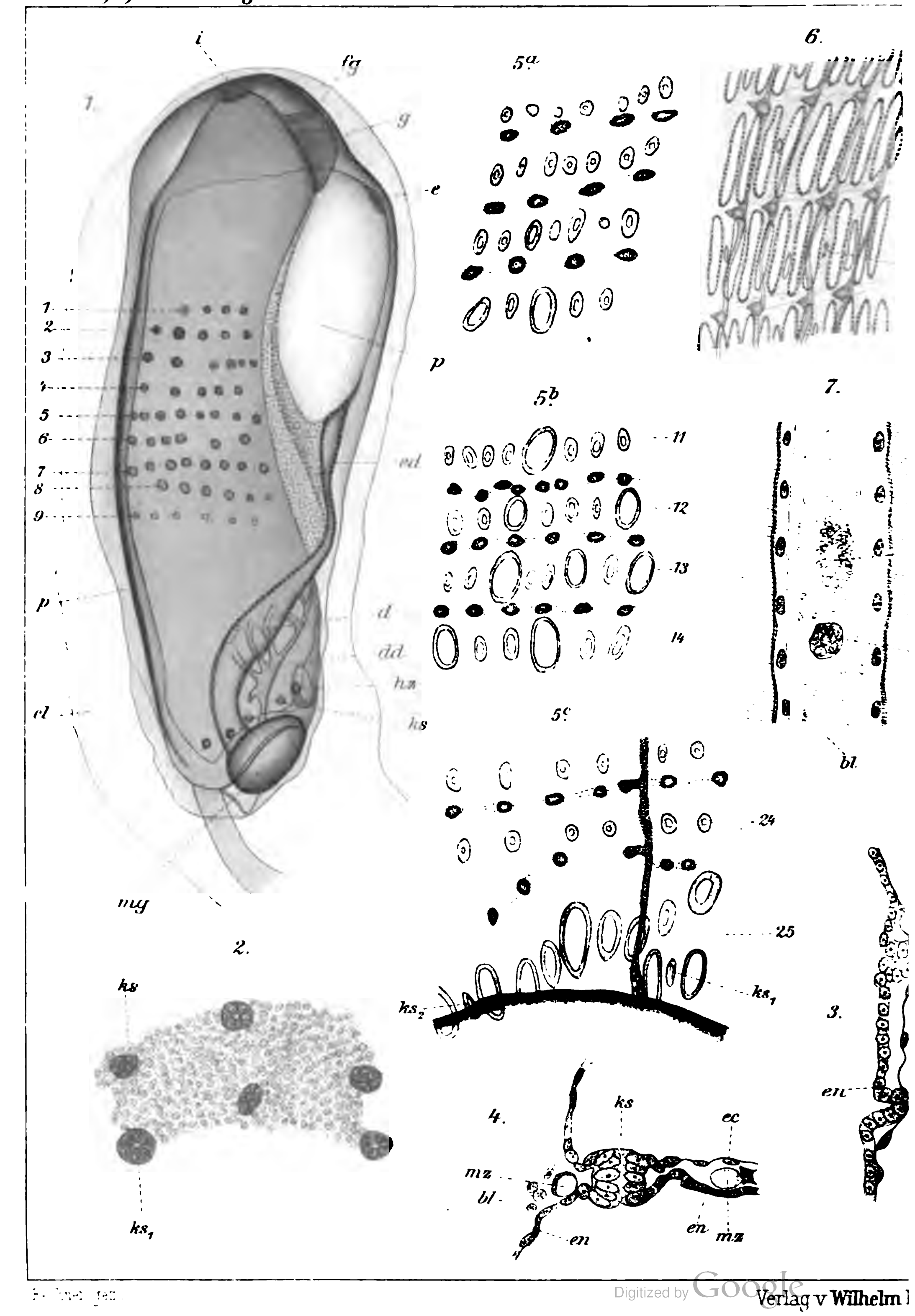
k

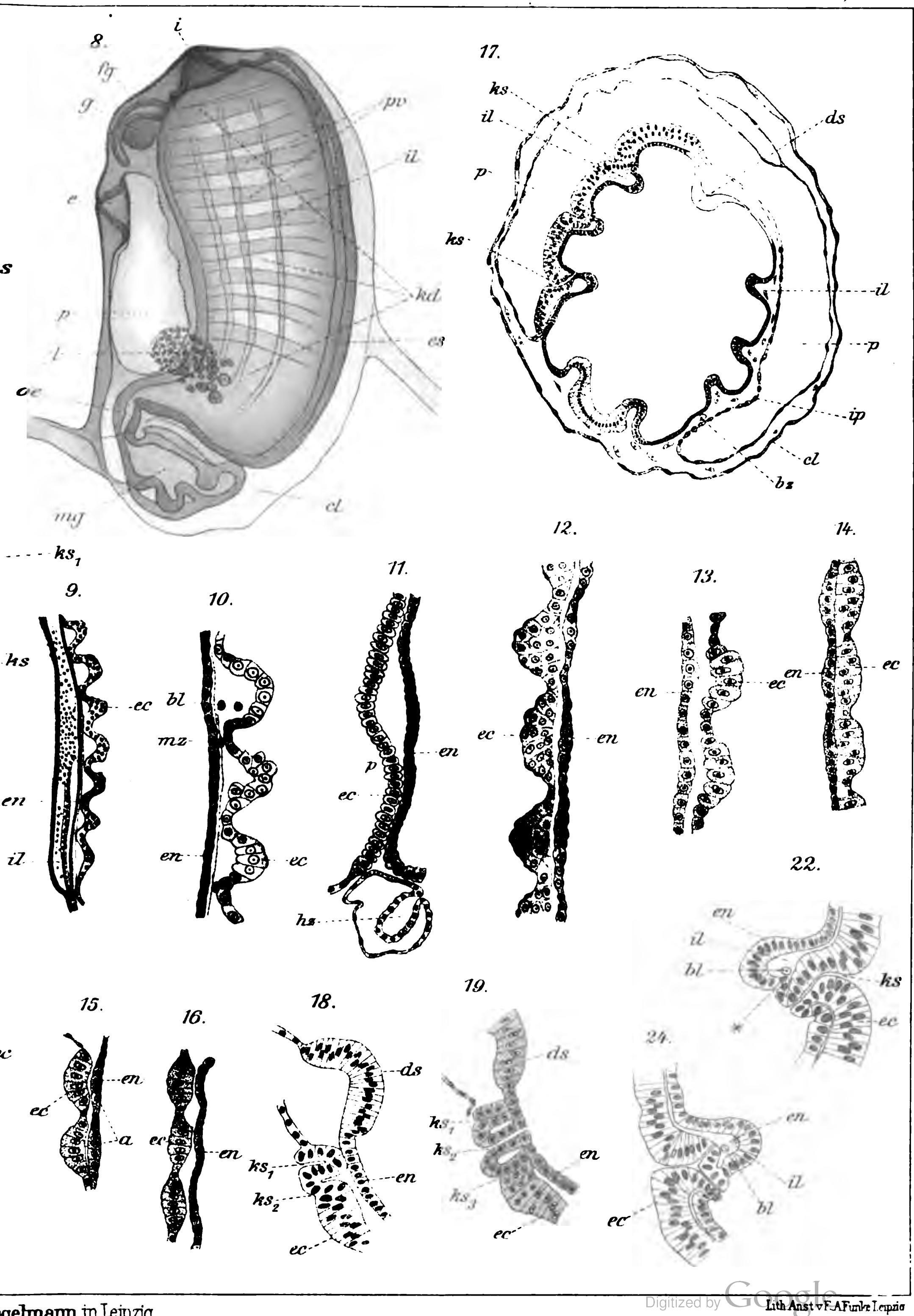
as
m.s.

ei

elmann in Lei

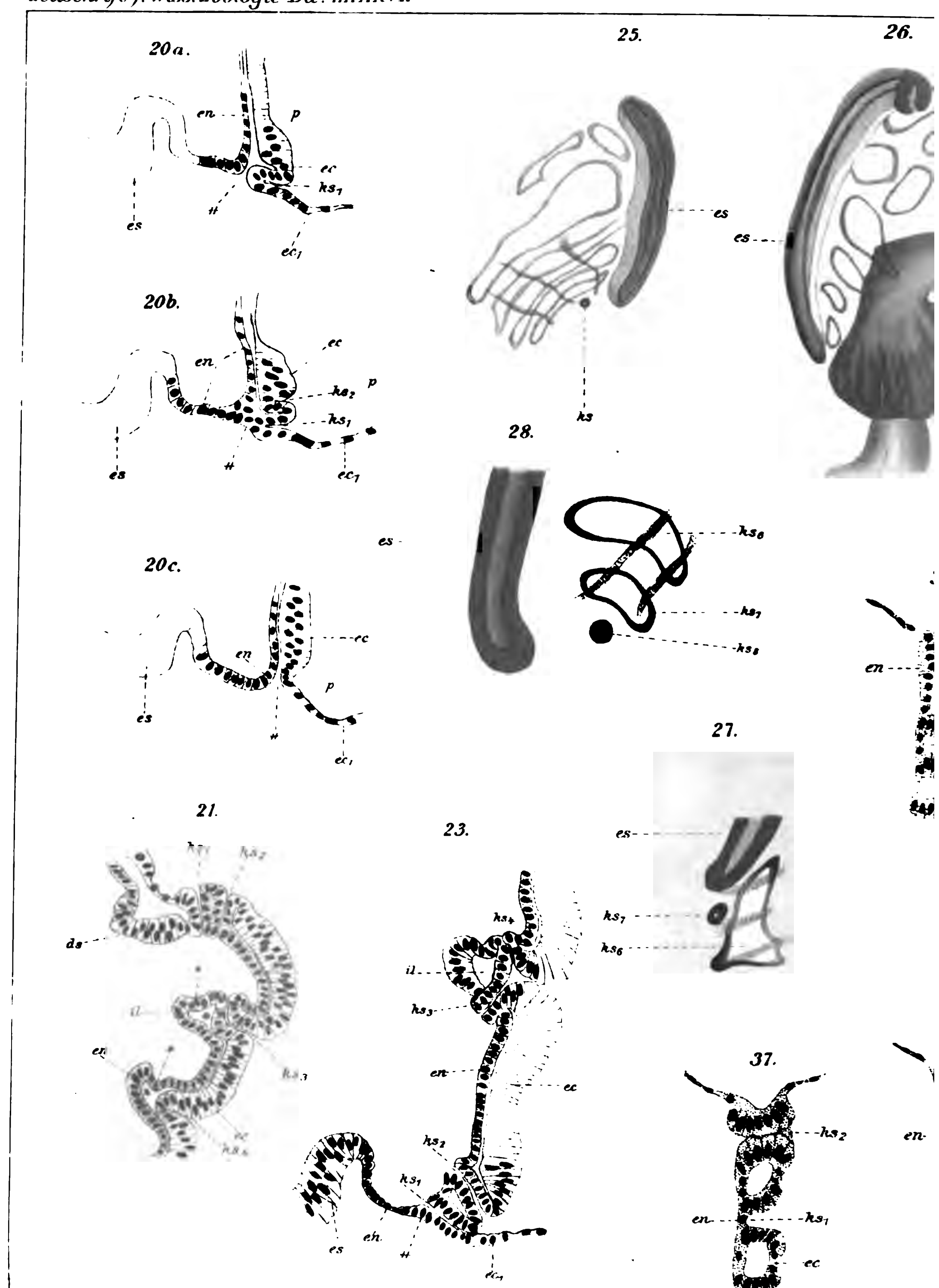



1.
i
fg
g
e
1
2
3
4
5
6
7
8
9
p
ed
d
dd
hz
ks
cl
mg
5a.
5b.
11
12
13
14
5c.
24
25
ks1
ks2
6.
7.
bl.
2.
ks
ks1
3.
en
4.
ks
ec
mz
bl
en
en
mz

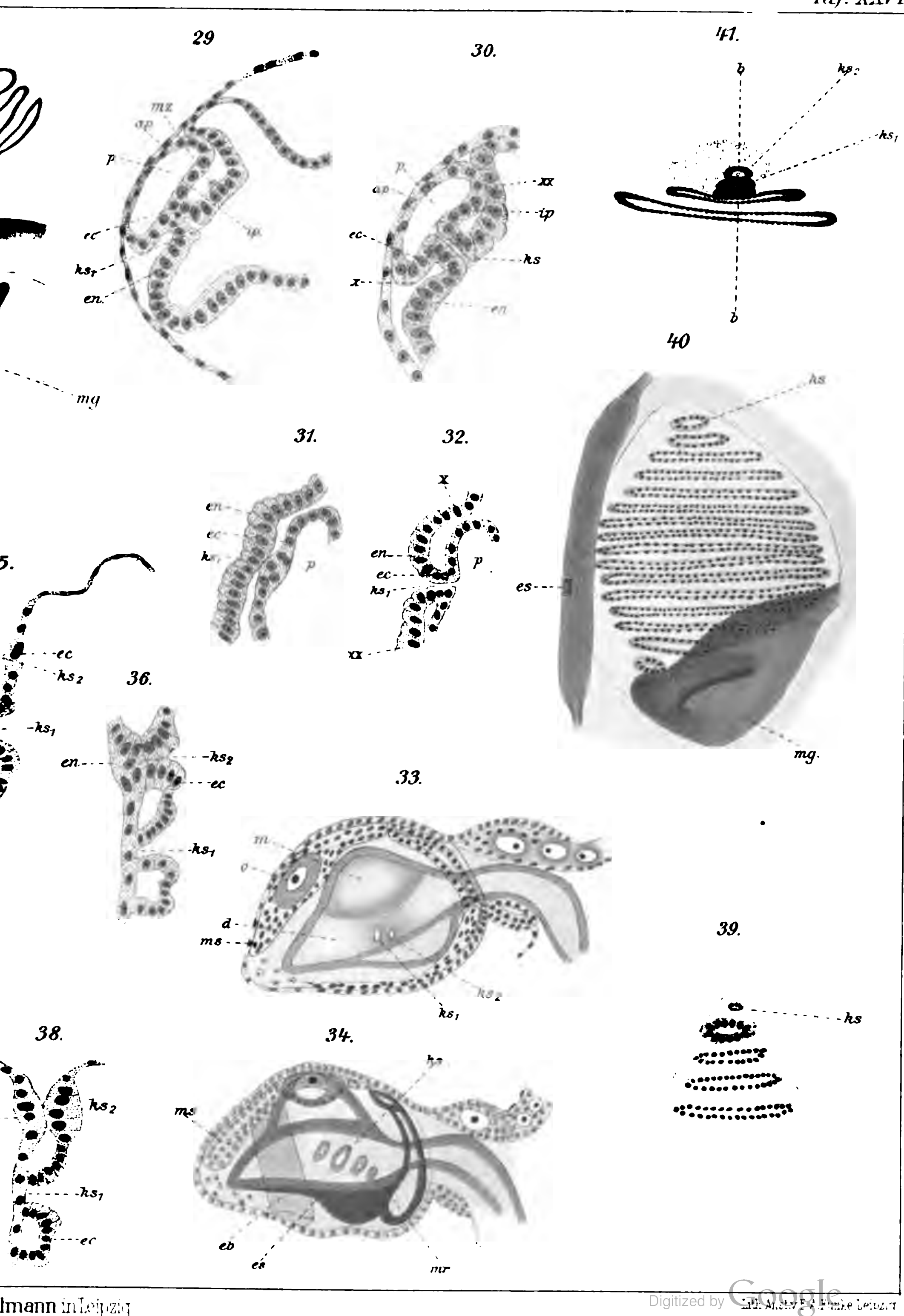


ngelmann in Leipzig

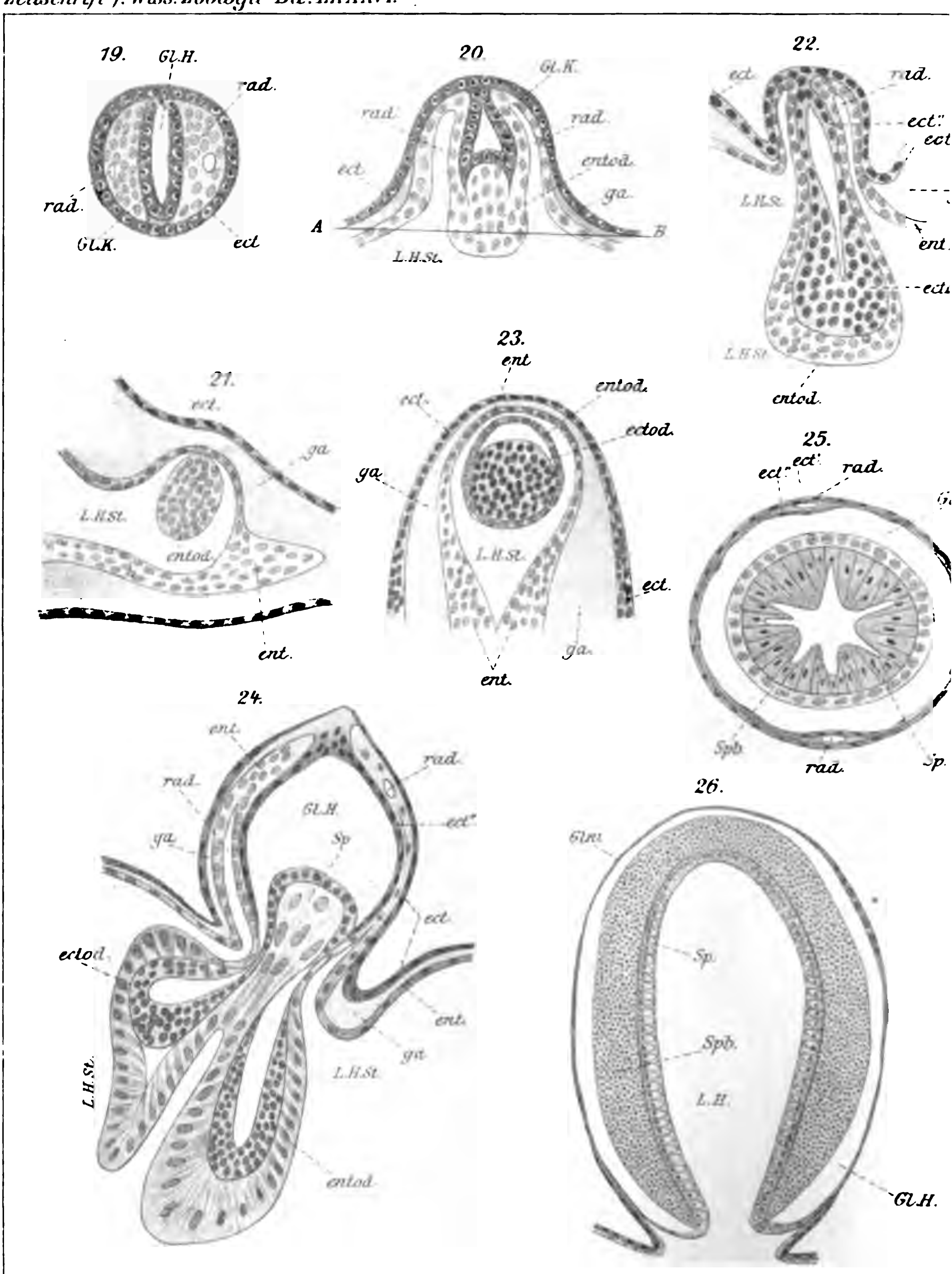
Lith Anst v F.A.Funke Leipzig



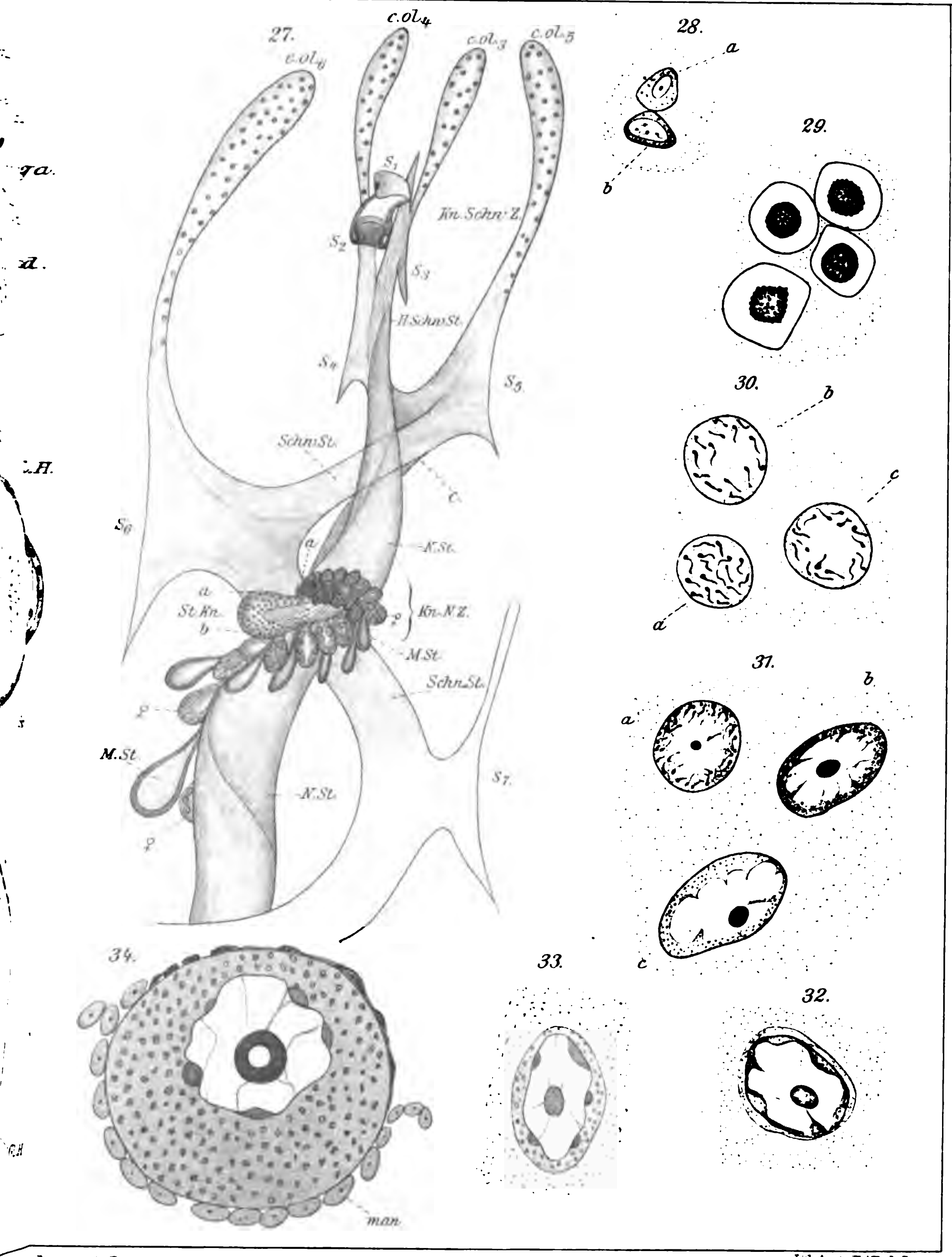
Verlag v Wilhelm Eng



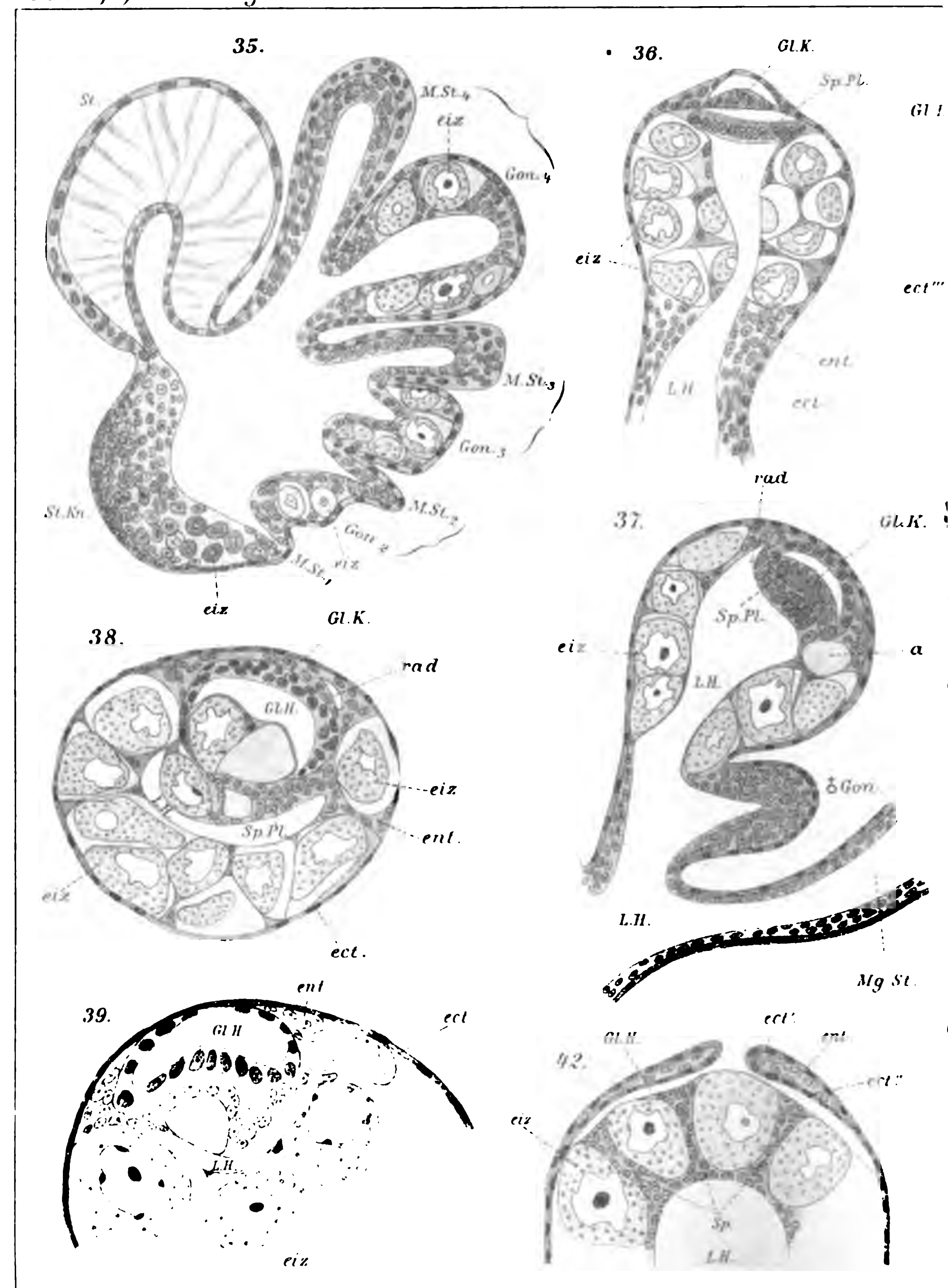
...elmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



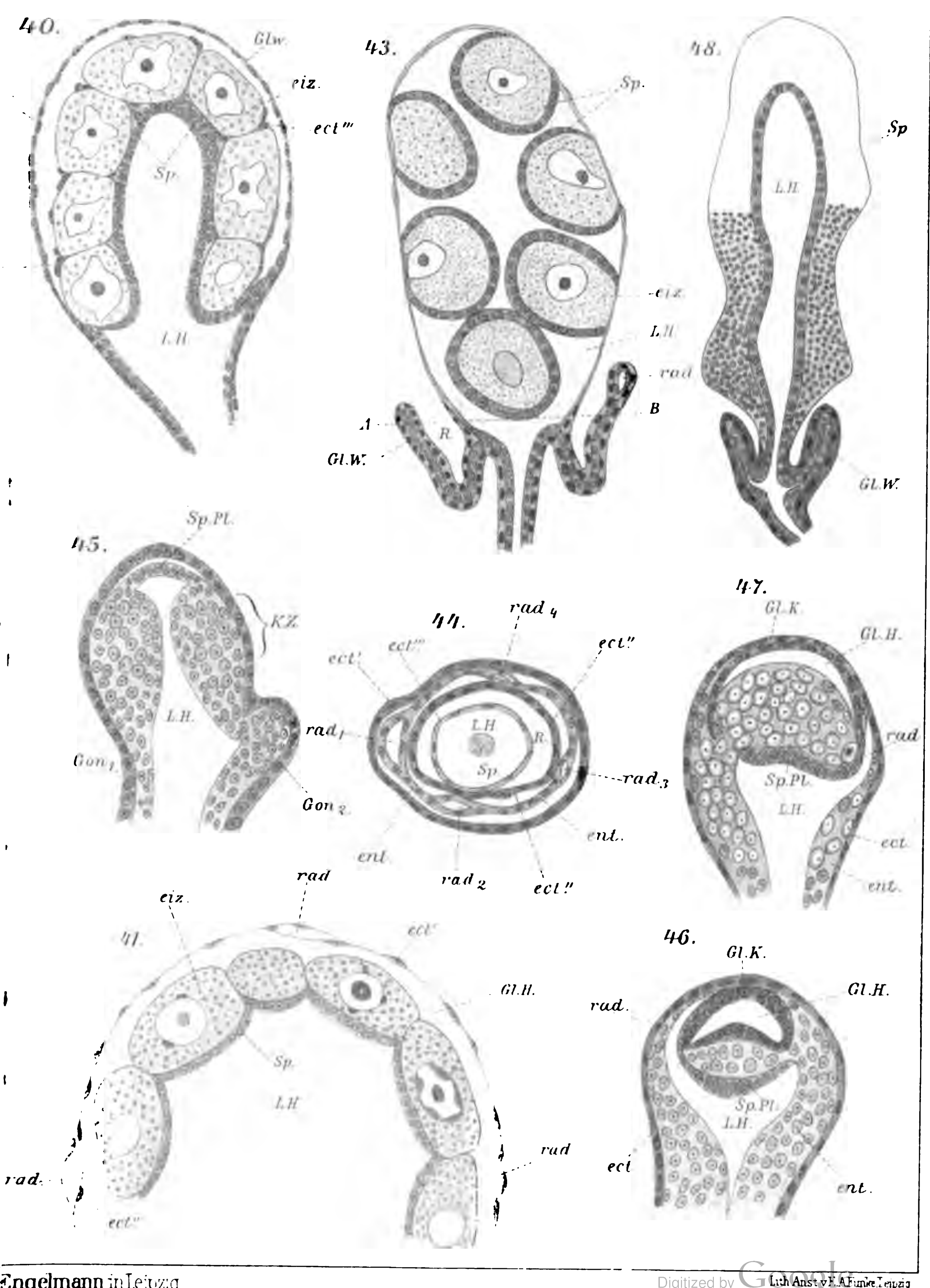
Verlag v. Wilhelm Eng



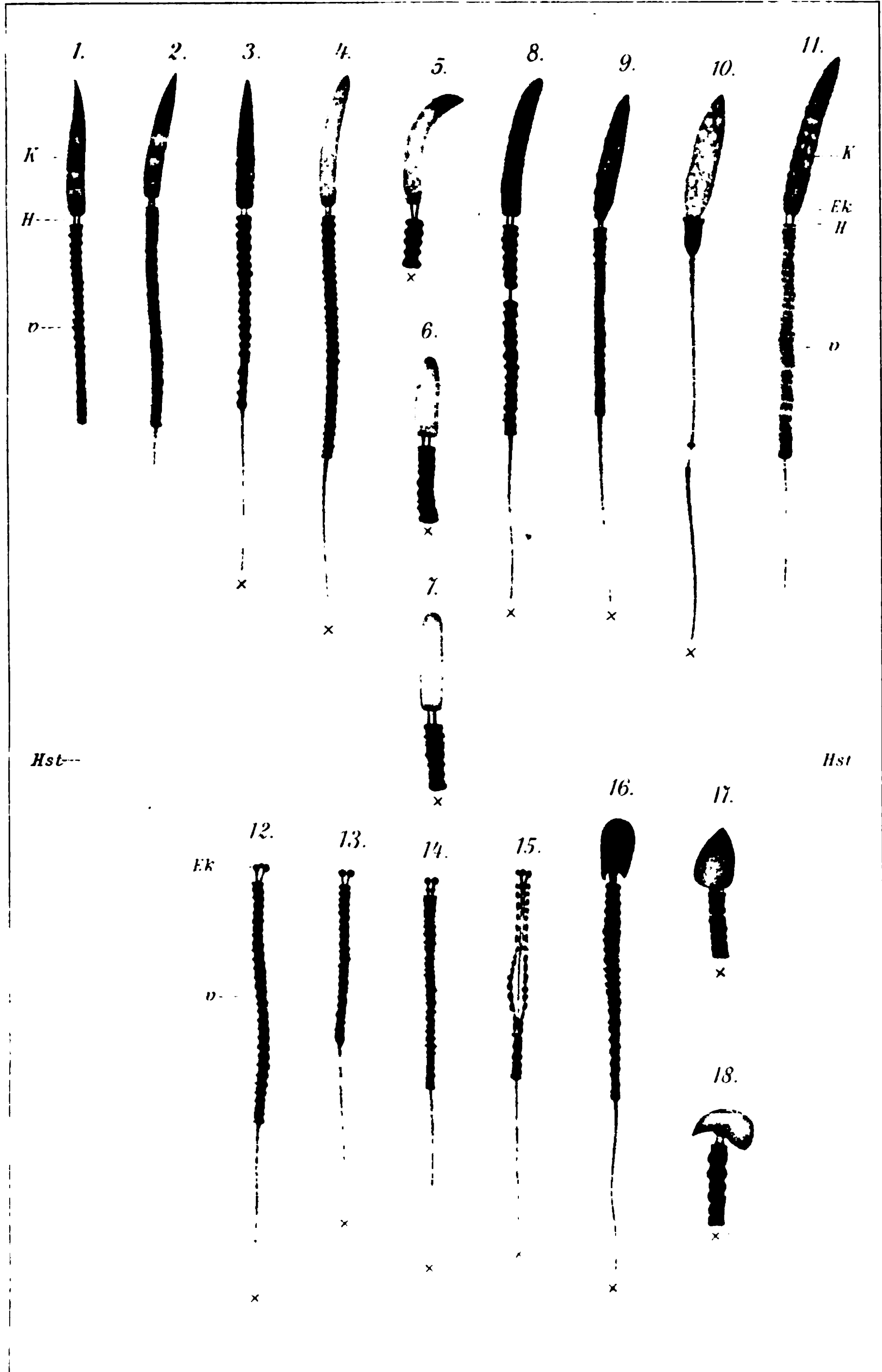
…elmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



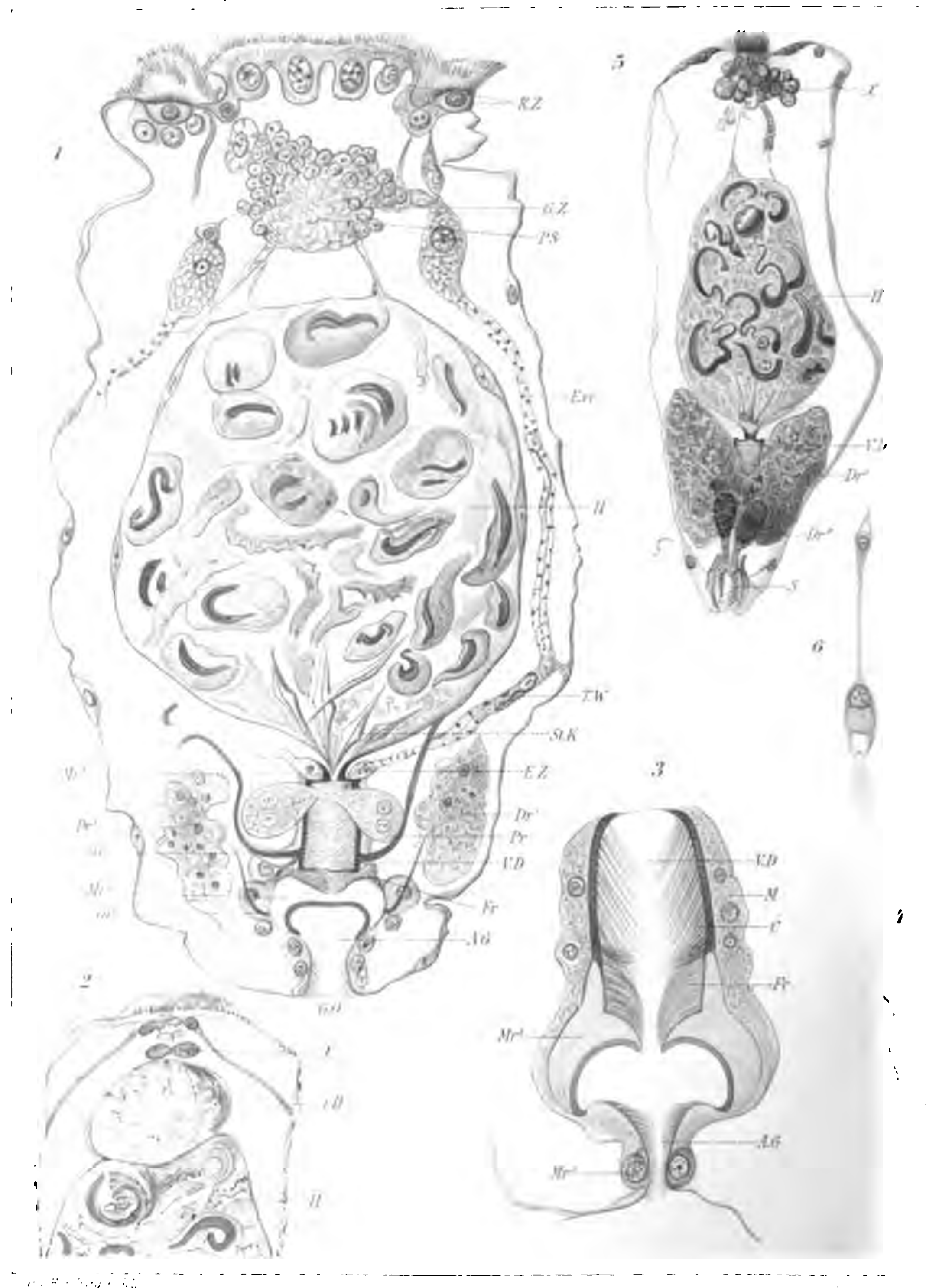
Verlag v Wilhelm



  Lith Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig


1
RZ
GZ
PS
Exr
H
TW
St.K
EZ
Dr
Pr
VD
Fr
AG
GO
2
3
VD
M
C
Fr
Mr
AG
Mr
5
H
VD
Dr
Dr
S
6


11
M
12
M
13
15
M
14
M
16
17
18
a
b
19
20
Qu
21
Qu
23
25
F
7
8
9
10
22
F
28
F
26
F
Mr¹
C
M.Z
Fr
Mr²
A.G
Mr³
GO
Dr²
S
24
27
F

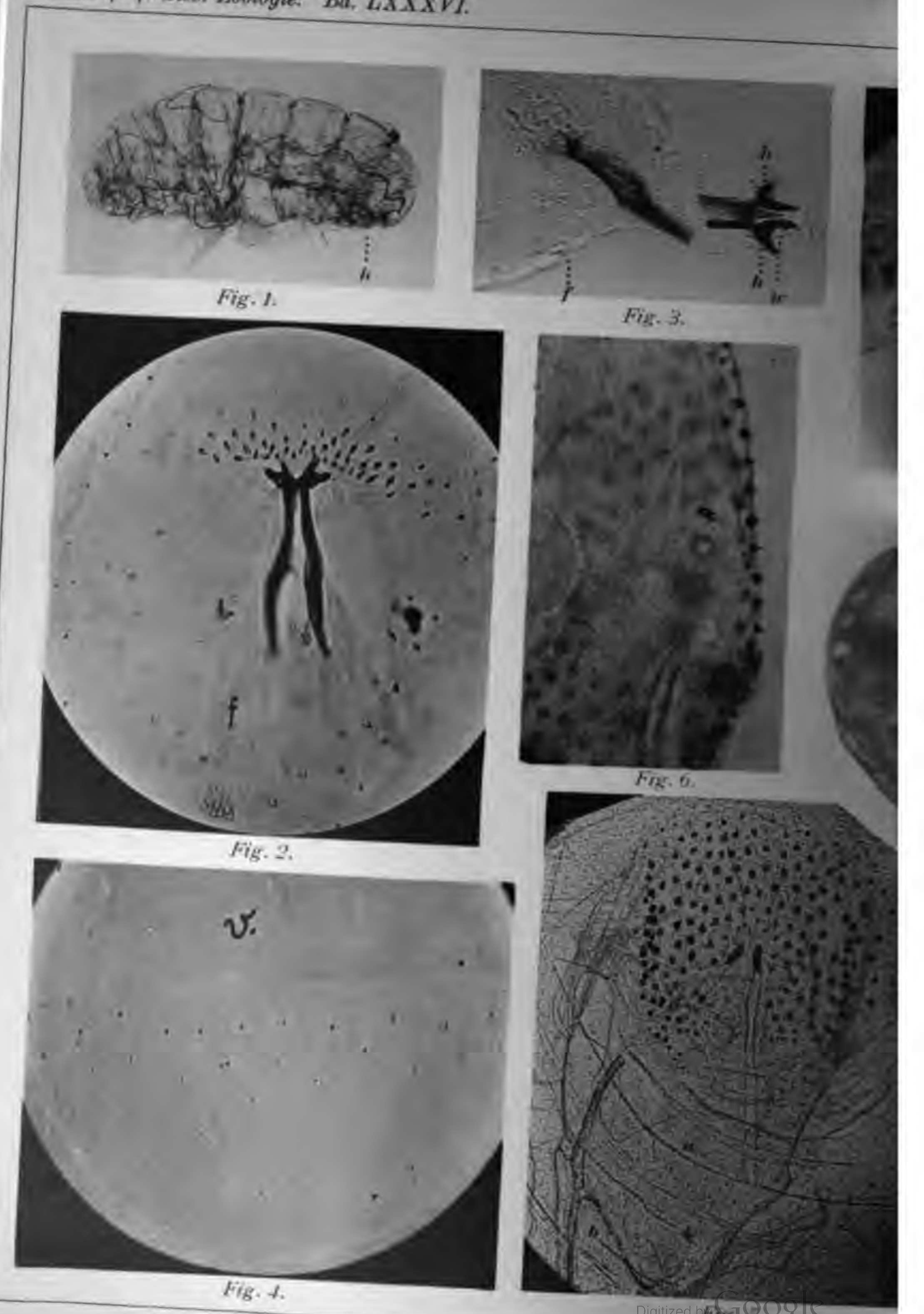


Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 6.

Fig. 4.

Fig. 5.

Verlag von Wilhelm

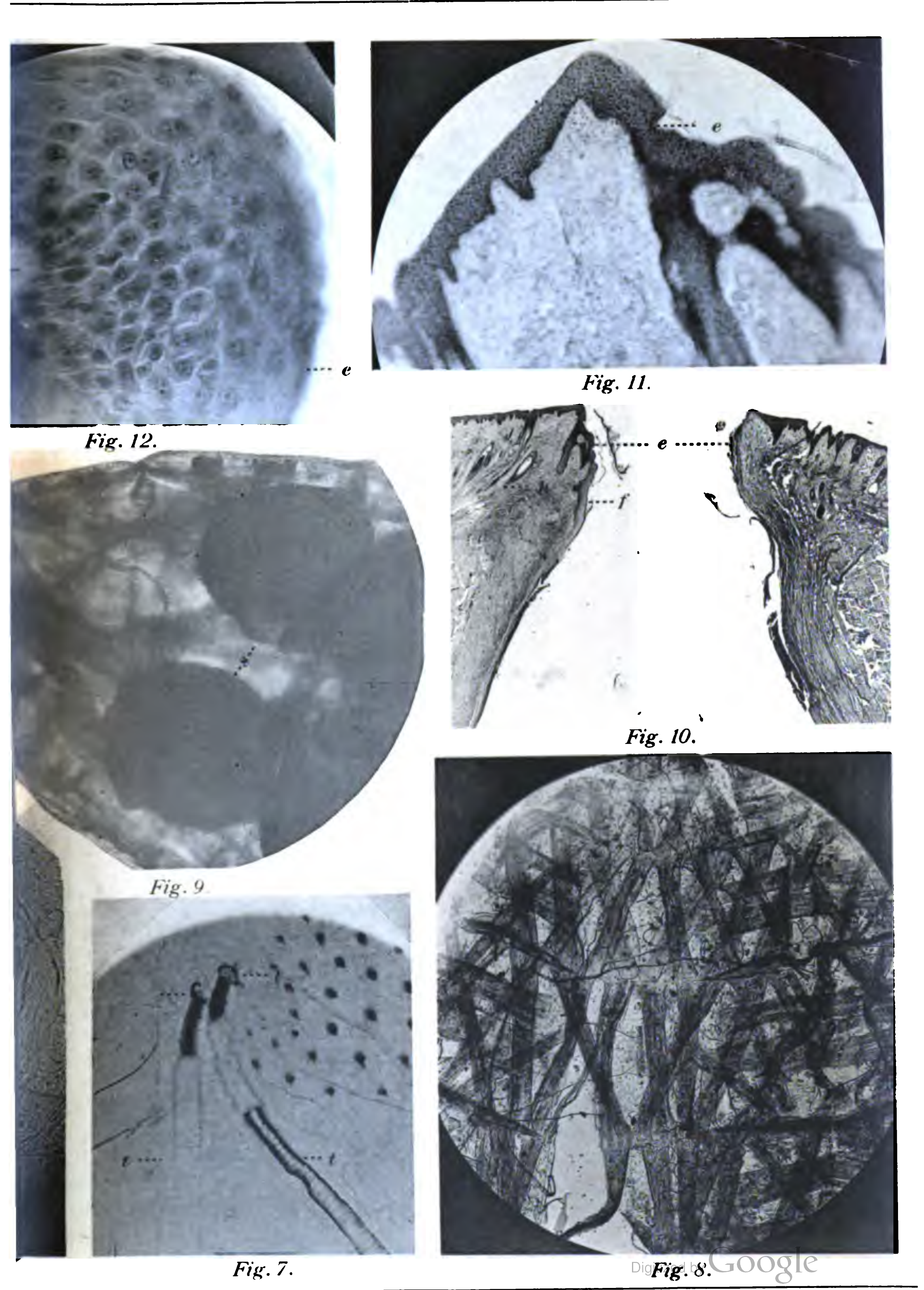


Fig. 12.

Fig. 11.

Fig. 10.

Fig. 9.

Fig. 7.

Fig. 8.

Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig


JUN
1963


COUNTWAY LIBRARY
HC 1E1H J

